

Міністерство освіти і науки України
Сумський державний університет

Є. Ю. Черниш, О. М. Яхненко

СИСТЕМАТИКА МІКРООРГАНІЗМІВ В ЕКОЛОГІЇ

Навчальний посібник

Суми
Сумський державний університет
2019

УДК 579.8:502/504(075.8)

Ч-49

Черниш Є. Ю.

Ч-49 Систематика мікроорганізмів в екології : навчальний посібник / Є. Ю. Черниш, О. М. Яхненко. – Суми : Сумський державний університет, 2019. – 63 с.

Навчальний посібник адресовано студентам-екологам, які вивчають біотехнології з основами мікробіології. Метою посібника є надання студентам довідкового матеріалу щодо морфології мікроорганізмів та їх систематизації. Посібник направлений на ознайомлення із різними еколого-трофічними групами мікроорганізмів для подальшого використання їх як біологічних агентів у біотехнологіях захисту довкілля.

Навчальний посібник призначений для студентів–екологів вищих навчальних закладів.

УДК 579.8:502/504(075.8)

© Черниш Є. Ю., Яхненко О. М., 2019

© Сумський державний університет, 2019

ЗМІСТ

	С.
Вступ	4
Тема 1 Особливості морфології прокаріотичних клітин	8
1.1 Клітини прокаріотів як складна біосистема	8
1.2 Особливості будови бактеріальних клітин	10
1.3 Основні форми бактерій	21
Тема 2 Філогенетична систематика бактерій.....	26
Тема 3 Фізіологічні групи бактерій за типами живлення.....	43
Тема 4 Еколого-фізіологічні групи бактеріальних організмів.....	46
4.1 Екологічні групи за температурним фактором середовища.....	46
4.2 Екологічні групи за рН середовища	51
4.3 Екологічні групи за окисно-відновними умовами й киснем	52
4.4 Екологічні групи за солоністю середовища.....	54
4.5 Фізіологічні групи мікроорганізмів за місце існування.....	56
4.6 Угрупування мікроорганізмів за використовуваними субстратами та їх концентрацією.....	57
Список літератури	61

ВСТУП

Численні мікроорганізми чітко систематизовані в певному порядку за їх подібністю, відмінностями й взаємодією між собою. Цим займається спеціальна наука – систематика мікроорганізмів.

Розділ систематики, що вивчає принципи класифікації, називають таксономією.

Таксон – група організмів, об'єднана за певними однорідними властивостями в рамках тієї чи іншої таксономічної категорії. Найбільшою таксономічною категорією є царство, більш дрібними: підцарство, відділ, клас, порядок, родина, рід, вид, підвид та ін.

В основі таксономії мікроорганізмів їх морфологічні, фізіологічні, біохімічні, молекулярно-біологічні властивості.

Мікробів поділяють на царства:

- еукаріоти (водорості, гриби й найпростіші);
- прокаріоти (бактерії, археї, рикетсії, мікоплазми);

Еукаріоти подібні до клітин рослин і тварин. Вони мають поверхневу мембрану й внутрішньоклітинну систему елементарних мембран, що становлять ендоплазматичну ретикулярну сітку та комплекс Гольджі. Цитоплазма еукаріотів містить оформлене ядро, мітохондрії, рибосоми й ряд інших органел. Розмножуються прості еукаріоти статевим і безстатевим способами.

Прокаріоти – організми, які не мають відокремленого ядра, внутрішньоклітинної системи елементарних мембран і мітохондрій, а певні позбавлені також клітинної стінки.

Одні безстатєво розмножуються простим поперечним поділом навпіл або брунькуванням, інші – статєво кон'югацією (таблиця 1, рисунок 1).

Таблиця 1 – Відмінності в будові клітин прокаріотів та еукаріотів

Ознака	Прокаріотична клітина	Еукаріотична клітина
Організація генетичного матеріалу	Нуклеоїд, що найчастіше складається з однієї замкнутої в кільце або лінійної хромосоми. Гени не несуть інтронів (за винятком архей). Гени організовані в оперони.	Ядро, що містить зазвичай більше однієї хромосоми. Є білки гістони. Гени мають екзонно-інтронну організацію, оперонів немає
Локалізація ДНК	У нуклеоїді й плазмідах	У ядрі, пластидах, мітохондріях
Цитоплазматичні мембранні органели	Немає	Є
Рибосоми	70S	80S
Рух цитоплазми	Немає	Є
Джгутики	Складаються з однієї фібрили, побудованої з субодиниць білка флагеліну	Складаються з мікротрубочок, зібраних групами
Клітинна стінка	Містить пептидоглікан – муреїн (за винятком археобактерій)	У рослинних організмів містить целюлозу, у грибів – хітин або целюлозу, а у тваринних представників її немає

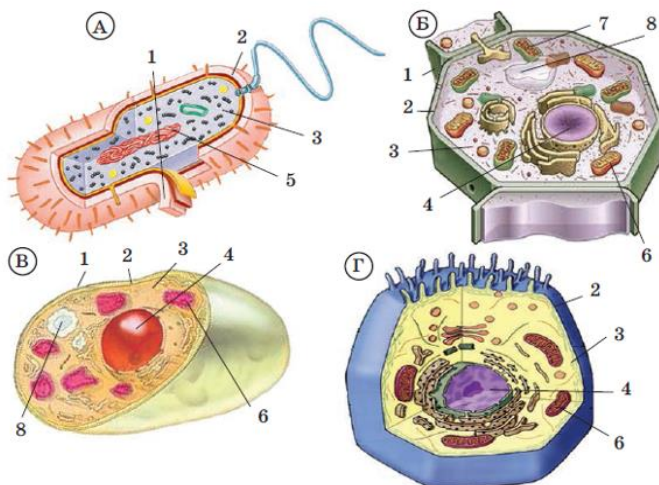


Рисунок 1 – Порівняльна схема будови клітин:

А – бактерії; Б – рослини; В – гриба; Г – тварини;

1 – клітинна оболонка; 2 – клітинна мембрана; 3 – цитоплазма;
4 – ядро; 5 – нуклеоїд; 6 – мітохондрії; 7 – пластиди; 8 – вакуоля

Однією з основних таксономічних категорій є вид (species) – сукупність особин, які мають спільне походження, подібний генотип і максимально близькі фенотипічні ознаки й властивості.

Сукупність однорідних мікроорганізмів, виділених на поживному середовищі, яка характеризується подібними морфологічними, тинкторіальними (відношенням до барвників), культуральними, біохімічними та антигенними властивостями, називають **чистою культурою**.

Чисту культуру мікроорганізмів, виділених із визначеного джерела, яка відрізняється від інших представників виду, називають **штамом**.

Штам – більш вузьке поняття, ніж вид або підвид. Близьким до штаму є поняття клону; **клон** – це сукупність нащадків, вирощених із однієї мікробної клітини.

Рішенням Міжнародного конгресу для мікроорганізмів рекомендовані такі таксономічні категорії: царство, відділ, клас, порядок, родина, рід, вид.

Назва виду відповідає бінарній номенклатурі, тобто складається з двох слів. Наприклад, кишкову паличку позначають як *Escherichia coli*. Перше слово (назва роду) починається з великої літери, друге позначає вид його пишуть з малої. У разі повторного написання виду родову назву скорочують до початкової літери, наприклад *E. coli*.

Тема 1 Особливості морфології прокаріотичних клітин

1.1 Клітини прокаріотів як складна біосистема

Прокаріотичну клітину можна розглядати як систему чотирьох підсистем:

- мембрани з апаратом синтезу АТФ і транспортними системами, що здійснюють взаємодію клітини з позаклітинним середовищем;

- апарату синтезу білка (рибосомаю);

- геномома – хромосоми з апаратом реплікації;

- цитозолем, що містить мережу метаболічних шляхів із обслуговувальними їх ферментами.

1. Мембрана здійснює електрохімічне перетворення енергії у внутрішню енергію мембрани й синтез АТФ. У ній розміщений механізм трансмембранного перенесення речовин: субстратів – всередину клітини, а продуктів – назовні. Система транспортування визначає спорідненість клітини та субстратів метаболізму й відповідно ефективність здійснюваних нею хімічних реакцій.

2. Рибосома - РНК-вмісний апарат синтезу білка з амінокислот-попередників, що надходять із цитоплазми; вона витрачає енергію, що утворюється на мембранному апараті. Рибосома діє відповідно до команд, одержаних через РНК - полімерази від хромосоми.

Рибосомальний апарат може самозбиратися під час росту клітини за необхідності синтезу білків. Його оцінюють за сумарним вмістом РНК у клітині, що відрізняється в стані спокою клітини й у період активного росту.

3. Хромосома містить генетичну інформацію для власної реплікації та синтезу білка РНК-полімеразним блоком відповідно до регуляторних сигналів - білків-активаторів і репресорів, що надходять із цитоплазми.

Геном бактерії - постійна для виду компонента. Його можна оцінити за аналізом ДНК.

4. Цитоплазма є, по-перше, «казаном» метаболічних перетворень речовин, що надходять іззовні, з утворенням енергетичних субстратів для блоку, що продукує АТФ (катаболізм) і речовин-попередників для синтезу компонентів клітини (анаболізм), та, по-друге, власним місцем дії ферментів. У ній знаходяться компоненти сигнальних шляхів, що забезпечують регуляцію експресії (прояву) генів.

Розрізняють приблизно подібний для всіх організмів «центральный метаболізм» (із циклом трикарбонових кислот та утворенням попередників амінокислот) і «підготовчий метаболізм», різний у різних організмів, що слугує для сполучення різноманітних використовуваних субстратів із реакціями центрального метаболізму.

Взаємодія між підсистемами клітини привела до того, що жодна з них не здатна до самостійного існування.

Наприклад, на поверхні клітин іноді утворюються здуття – везикули, що містять мембрану й цитоплазму, але не містять генома й тому не здатні до самовідтворення.

Навпаки, різноманітні позахромосомні елементи (наприклад, плазмід) поза клітиною є цілком інертним матеріалом. Під час надходження в клітину вони стають об'єктом впливу різноманітних рестриктаз, що демонструють механізм гетерофобії і лише в спеціальних умовах можуть реплікуватися.

Таким чином, клітина є системою, всі частини якої взаємозалежні, хоча й індивідуальні. Підсистеми клітини, зазначені вище, досить. Щоб уявити, як вони діють, необхідно розглянути їх будову й заглибитися в матеріали з біоенергетики, молекулярної біології та біохімії.

1.2 Особливості будови бактеріальних клітин

Клітина прокаріотів, незважаючи на відносно малі розміри, має всі основні структурні компоненти, необхідні для здійснення обміну речовин (рис. 2).

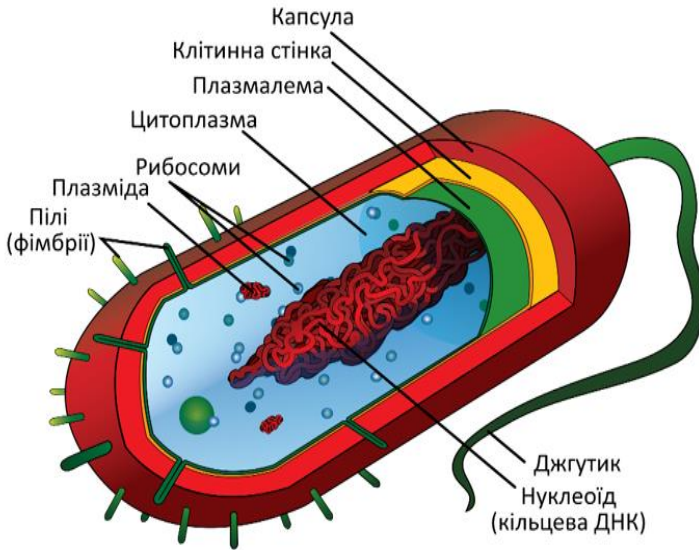


Рисунок 2 – Схема будови бактеріальної клітини

Як і будь-яка інша, прокаріотична клітина має цитоплазму, оточену цитоплазматичною мембраною. Цитоплазма й цитоплазматична мембрана становлять протопласт, зовні від нього розміщені поверхневі структури. До них належать: клітинна стінка, капсула, слизові шари, джгутики, ворсинки (пілі, фімбрії).

У будові бактеріальної клітини є структури, типові для всіх бактеріальних клітин без винятку, а також можуть бути структури, не обов'язкові для життєдіяльності інших видів бактерій (рис. 3).

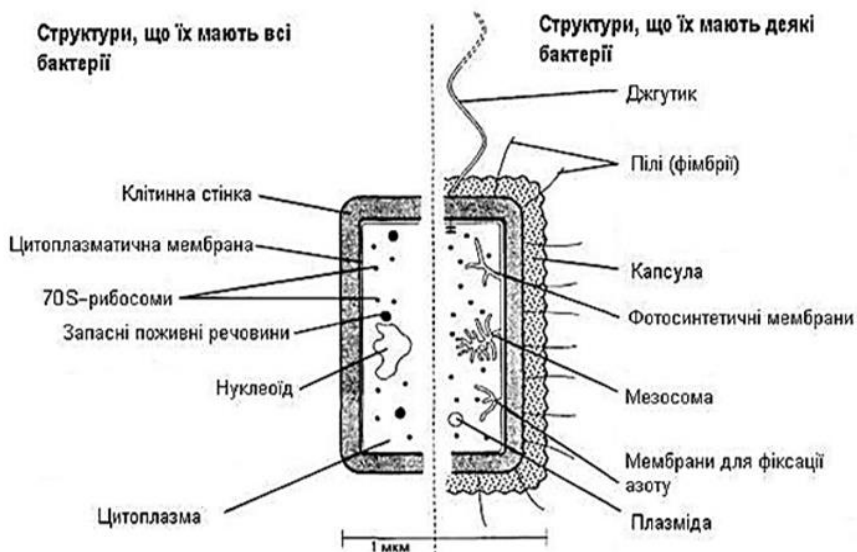


Рисунок 3 – Обов’язкові й необов’язкові структури бактеріальної клітини

Клітинна стінка - обов’язковий структурний елемент бактеріальної клітини, винятком є мікоплазми й L-форми.

Частка клітинної стінки становить від 5 до 50 % сухих речовин клітини.

За будовою та хімічним складом клітинна стінка прокаріотів відрізняється від стінки еукаріотичних організмів. Основним компонентом клітинної стінки більшості бактерій є муреїн, що належить до класу пептидогліканів.

Муреїн – гетерополімер, побудований із ланцюжків, у яких чергуються залишки N-ацетилглюкозаміну й N - ацетилмурамової кислоти, з’єднані між собою β -1,4-глікозидними зв’язками.

Хімічний склад і будова клітинної стінки постійні для певного виду бактерій та є важливою діагностичною ознакою, використаною для ідентифікації бактерій.

Залежно від будови клітинної стінки бактерій поділяють на дві великі групи: грампозитивних і грамнегативних (рис. 4, 5).

Розроблений метод забарвлення, що дозволяє розділити бактерії на ці дві групи. Його запропонував у 1884 р датський учений Х. Грам. Цей метод базується на різній здатності мікроорганізмів утримувати в клітині барвники трифенілметанового ряду – кристалічний фіолетовий або генціановий фіолетовий, що, у свою чергу, залежить від хімічного складу й ультраструктури клітинної стінки бактерій.

Клітинна стінка **грампозитивних** бактерій під електронним мікроскопом має вигляд гомогенного щільного шару, товщина якого коливається для різних видів від 20 до 80 нм (рис. 4).

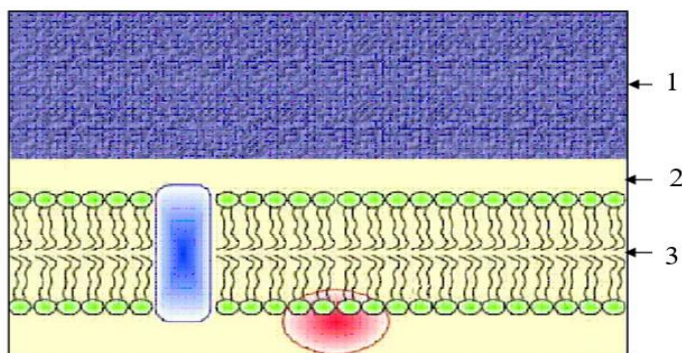


Рисунок 4 – Схематична будова клітинної стінки грампозитивних бактерій:

- 1 – муреїн; 2 – периплазматичний простір;
- 3 – цитоплазматична мембрана

Муреїн у клітинній стінці грампозитивних бактерій становить 50–90 % її сухої маси. З муреїном пов'язані тейхоеві кислоти – полімери, утворені залишками спирту рибіту або гліцерину, з'єднані фосфодіефірними містками. Тейхоеві кислоти впливають на катіонний обмін клітини. Вважають, що вони захоплюють із довкілля й зв'язують іони Mg^{2+} . У певних бактерій вони беруть участь у регуляції активності автолітичних ферментів-гідролаз, здатних руйнувати власну клітинну стінку в процесі росту.

Крім муреїну й тейхоевих кислот, у складі клітинної стінки грампозитивних бактерій у невеликій кількості виявлені

поліцукри, білки та ліпіди. Клітинна стінка грампозитивних бактерій товста й щільно прилягає до цитоплазматичної мембрани.

Прикладом грампозитивних бактерій можуть бути: *Bacillus subtilis*, *Sarcina ventriculi*, *Streptococcus lactis*, *Staphylococcus aureus*, *Clostridium perfringens*, *Micrococcus luteus*.

Клітинна стінка **грамнегативних** бактерій багатoshарова, її товщина становить 14–17 нм (рис. 5).

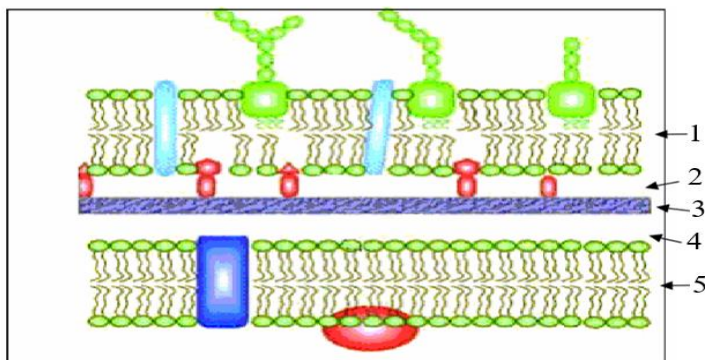


Рисунок 5 – Схематична будова клітинної стінки грамнегативних бактерій:

- 1 – зовнішня мембрана; 2 – периплазматичний простір;
- 3 – муреїн; 4 – периплазматичний простір;
- 5 – цитоплазматична мембрана

Внутрішній шар клітинної стінки утворений муреїном, частка якого становить 1–10 % її сухої маси. Структурні мікрофібрили пептидоглікану грамнегативних бактерій зшиті менш компактно, тому пори в їх пептидоглікановому шарі значно ширші, ніж у молекулярному каркасі грампозитивних бактерій.

Зовнішній шар клітинної стінки (зовнішня мембрана) утворений фосфоліпідами, ліпопротеїнами й білками.

За будовою зовнішня мембрана має типову організацію, властиву елементарним мембранам. Основною фракцією

зовнішньої мембрани є ліпіди, що становлять у середньому 22 % сухої маси клітинної стінки.

Зовнішня мембрана виконує не лише механічні, але й фізіологічні функції. У ній знаходяться трансмембранні білки, що наскрізь пронизують мембрану, - заповнені водою канали або гідрофільні пори в ліпофільній мембрані. Їх називають поринами. Існує кілька різних типів поринів, що транспортують через мембрану гідрофільні низькомолекулярні речовини.

Однією з відмінних рис грамнегативних бактерій є відсутність у їх клітинній стінці тейхоевих кислот.

Компоненти клітинної стінки в грамнегативних бактерій розділені електронно-прозорим шаром, а також чітко відокремлені від цитоплазматичної мембрани. Простір між цитоплазматичною й зовнішньою мембранами одержав назву периплазматичного.

У периплазмі знаходяться білки, такі як протеїнази, нуклеази, периферичні білки мембрани цитоплазми, рестриктази й так звані сполучні білки, що беруть участь у перенесенні певних субстратів у цитоплазму, – пермеази.

До грамнегативних бактерій належать *Escherichia coli*, *Erwinia carotovora*, *Proteus vulgaris*, *Yersinia pestis*, *Pseudomonas aeruginosa*.

Клітинна стінка бактерій виконує такі функції:

- механічний захист клітини від впливів факторів довкілля;
- забезпечує підтримку форми бактеріальної клітини;
- дає можливість клітині існувати в гіпотонічних розчинах;
- транспортує речовини й іони (характерно для грамнегативних бактерій, які мають зовнішню мембрану, що є додатковим бар'єром для їх надходження; основним бар'єром є цитоплазматична мембрана);
- перешкоджає проникненню в клітину токсичних речовин (що також більш характерно для грамнегативних бактерій, які мають зовнішню мембрану);

- на клітинній стінці знаходяться рецептори, на яких адсорбуються бактеріофаги й бактеріоцини;

- у клітинній стінці знаходяться антигени (ліпополісахариди в грамнегативних бактерій і тейхоеві кислоти в грампозитивних бактерій);

- на клітинній стінці знаходяться рецептори, що відповідають за взаємодію клітин донора та реципієнта під час кон'югації бактерій.

Водночас варто зазначити, що клітинна стінка не є життєвоважливою структурою, тому що в певних умовах після її видалення і бактеріальні клітини існують у формі протопластів.

Цитоплазматична мембрана бактерій за хімічним складом у цілому подібна до мембрани еукаріотів, але мембрани бактерій багатші на білки, містять незвичайні жирні кислоти й в здебільшого не мають стеринів.

До будови цитоплазматичної мембрани бактерій застосовують рідинно-мозаїчну модель, розроблену для мембран еукаріотів.

Цитоплазматична мембрана виконує ряд істотних для клітини функцій:

- підтримання внутрішньої сталості цитоплазми клітини.

Це досягається завдяки унікальній властивості цитоплазматичної мембрани – її напівпроникності. Вона проникна для води й низькомолекулярних речовин, але не проникна для іонізованих з'єднань. Транспортування таких речовин усередину клітини та їх виведення назовні здійснюють спеціалізовані транспортні системи, локалізовані в мембрані. Такі транспортні системи функціонують завдяки механізмам активного транспортування та системі специфічних ферментів пермеаз;

- із вищезазначеною особливістю - (напівпроникністю) цитоплазматичної мембрани пов'язана й функція транспортування речовин у клітину та виведення їх назовні;

- у цитоплазматичній мембрані локалізується електрон-транспортний ланцюг і ферменти окиснювального фосфорилування;

– цитоплазматична мембрана пов'язана із синтезом клітинної стінки й капсули завдяки наявності в ній специфічних переносників для утворення їх молекул;

– у цитоплазматичній мембрані закріплені джгутики. Енергетичне забезпечення роботи джгутиків пов'язане з цитоплазматичною мембраною.

У прокаріотів різних таксономічних груп виявлені **мезосоми**, утворені в результаті впинання цитоплазматичної мембрани в цитоплазму. Мезосоми бактерій різноманітні за формою, розмірами й локалізацією в клітині.

Існують різні точки зору щодо ролі мезосом у бактеріальній клітині.

Згідно з однією з них на мезосомах знаходяться ферменти, що беруть участь в енергетичному метаболізмі бактерій.

Крім того, вважають, що мезосоми відіграють важливу роль у реплікації ДНК і подальшому розходженні її копій до дочірніх клітин. Мезосоми беруть участь у процесі ініціації та формуванні поперечної перегородки під час клітинного поділу.

Розвинена система внутрішньоцитоплазматичних мембран характерна для більшості фотосинтезуючих прокаріотів. Оскільки в цих мембранах локалізований фотосинтетичний апарат клітини їх, називають **фотосинтетичними мембранами**. Усі фотосинтетичні мембрани – похідні цитоплазматичної мембрани, виниклі в результаті її розростання й глибокого впинання (інвагінації) в цитоплазму.

Цитоплазма – вміст клітини, оточений цитоплазматичною мембраною. Фракція цитоплазми, що має однорідну консистенцію й містить набір розчинних РНК, ферментних білків, продуктів і субстратів метаболічних реакцій, одержала назву цитозоля.

Іншу частину цитоплазми становлять структурні елементи: рибосоми, внутрішньоцитоплазматичні включення, нуклеоїд і мембранні структури.

Рибосоми прокаріотів мають константу седиментації 70S.

Бактеріальна клітина містить від 5 до 50 тис. рибосом. Чим їх кількість більша, тим вища швидкість росту клітини. Рибосоми є місцем синтезу білка. Синтезують білок агрегати, що складаються з рибосом, інформаційної (і-РНК) та транспортних (т-РНК) рибонуклеїнових кислот. Такі агрегати називають полірибосомами або полісомою.

Полірибосоми можуть бути пов'язаними з мембранними структурами або перебувати вільно в цитоплазмі.

Внутрішньоцитоплазматичні включення поділяють на активно функціонувальні структури й продукти клітинного метаболізму, що не виділяються назовні, а відкладаються всередині клітини.

До першої групи внутрішньоплазматичних включень належать:

- газові вакуолі або аеросоми, виявлені в бактерій, які мешкають у воді. Аеросоми знижують питому масу бактеріальної клітини й завдяки цьому підтримують її в підвішеному стані у водоймі.

- хлоросоми зелених бактерій і фікобілісоми ціанобактерій, у яких локалізовані пігменти, здатні поглинати кванти світла й брати безпосередню участь у фотосинтезі.

- карбоксисоми певних автотрофних бактерій містять фермент рибульозо-1,5-дифосфаткарбоксилазу, що каналізує фіксацію CO_2 в циклі Кальвіна в процесах хемо- та фотосинтезу.

- магнітосоми наявні у водних бактерій, здатних орієнтуватися в магнітному полі й пересуватися в напрямку ліній магнітного поля. До їх складу входять 0,4 % заліза (сухої речовини). Магнітосоми розміщені в клітинах поблизу місць прикріплення джгутиків.

До другої групи включень (речовин клітинного метаболізму) належать запасні речовини:

- поліфосфати (волутинові й метахроматинові зерна);
- поліцукри;
- жири;
- сірка .

Ці речовини накопичуються, якщо в поживному середовищі наявні відповідні вихідні сполуки, але водночас ріст бактерій обмежений або взагалі неможливий через нестачу якихось окремих компонентів харчування або наявність інгібіторів.

Клітини містять запасні речовини в осмотичноінертній формі, тобто вони не розчинні у воді. За умов, сприятливих для росту, коли в цих речовинах виникає потреба, вони знову беруть участь у метаболізмі.

Генетичний матеріал прокаріотів - молекула (молекули) ДНК, укладена в компакту структуру й локалізована в обмежених ділянках цитоплазми, що не має, на відміну від еукаріотів, власної ядерної мембрани. З огляду на ці особливості генетичний апарат прокаріотів прийнято називати **нуклеоїдом**.

В клітині ДНК перебуває в спаралізованому стані й утворює від 20 до 140 петель, з'єднаних зі щільною центральною ділянкою, що складається з РНК. У такому разі РНК відповідає за збереження компактної форми ДНК. В еукаріотів ДНК комплексується з білком, утворюючи хроматин.

У нормі бактеріальна клітина гаплоїдна, але виявлено, що за певних умов у певних бактерій зустрічається більше ніж один нуклеоїд. Наприклад, у різних видів *бруцел*, *Rhodobacter sphaeroides*, *Agrobacterium tumefaciens*, *Leptospira interrogans* клітини мають по дві хромосоми, різних за величиною, а *кишкова паличка* може містити до 4 ДНК залежно від особливостей поживного середовища.

Крім нуклеоїду, в клітинах багатьох бактерій виявлені невеличкі кільцеві молекули ДНК, що називають **плазмідами**.

Вони можуть піддаватися реплікації незалежно від хромосомної ДНК. Плазміди в певних бактерій контролюють статевий процес, стійкість до лікарських препаратів і синтез бактеріоцинів – речовин білкової природи, здатних спричиняти загибель споріднених видів бактерій.

Плазміди відіграють важливу роль в еволюційному процесі прокаріотів, тому що дають додаткові можливості для виживання.

Загалом нуклеоїд бактерій є основним носієм спадкових властивостей та основним фактором у передаванні цих властивостей нащадкам.

Більшість бактерій пересуваються за допомогою **джгутиків**.

Розглянути джгутики можна лише в електронному мікроскопі. У світловому мікроскопі без спеціальних методів оброблення окремі джгутики не помітні.

За розміщенням і кількістю джгутиків на поверхні клітини бактерій поділяють на (рис. 6):

- монотрихів, які мають один джгутик (наприклад, бактерії роду *Caulobacter* та *Vibrio*);
- лофотрихів, які мають на одному або обох полюсах клітини пучок джгутиків (наприклад, бактерії родів *Pseudomonas*, *Chromatium*);
- амфітрихів, які мають по джгутику на обох полюсах клітини (наприклад, бактерії роду *Spirillum*);
- перитрихів, які мають велику кількість джгутиків, розміщених по всій поверхні клітини (наприклад, бактерії виду *E.coli* та роду *Erwinia*).

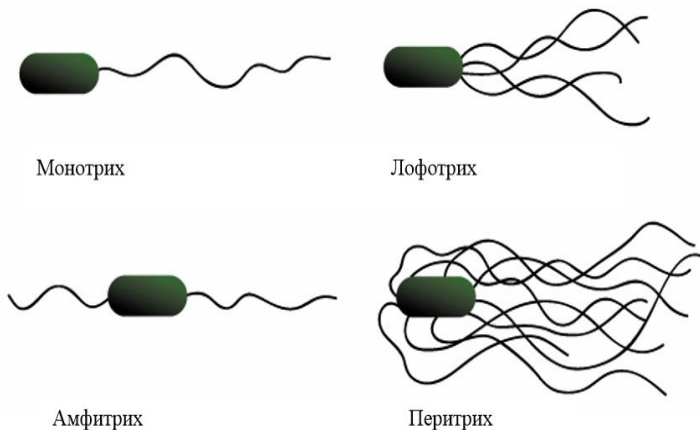


Рисунок 6 – Типи джгутикування в бактерій

Джгутики - спірально закручені нитки, що складаються зі специфічного білка флагеліну.

Флагелін побудований із субодиниць із відносно малою молекулярною масою. Субодиниці розміщені по спіралі навколо внутрішнього вільного простору. Амінокислотний склад флагеліну в різних видів бактерій може варіюватися.

Ворсинки, або фімбрії, пілі – поверхневі структури, що складаються з білка піліну й не виконують функції руху. За розмірами коротші та тонші за джгутики. Кількість фімбрій на поверхні клітини коливається від 1–2 до декількох тисяч, їх мають як коковидні, так і паличкоподібні бактерії.

Розрізняють два типи фімбрій: загальні й специфічні.

Фімбрії загального типу виконують функцію прикріплення клітини до поверхні субстрату. Також можлива їх участь у надходженні великомолекулярних з'єднань у цитоплазму клітини.

Специфічні ворсинки – статеві пілі – беруть участь у процесах статевого розмноження кон'югацією.

Слизи й капсули. Багато мікроорганізмів продукують на поверхні клітини слизову речовину. Залежно від товщини слизового шару прийнято розрізняти:

- мікрокапсулу товщиною до 0,2 мкм (видиму лише в електронному мікроскопі), зв'язок мікрокапсули з клітинною стінкою настільки міцний, що її іноді пропонують розглядати як елемент клітинної стінки;

- макрокапсулу - шар слизу товщиною більше ніж 0,2 мкм. Слизом називають речовину, що оточує клітину, має вигляд аморфної, безструктурної речовини й легко відділяється від поверхні бактеріальної клітини, а за товщиною часто перевершує її діаметр.

Капсули та слизи виконують функції:

- захисну – оберігають клітину від дії різних несприятливих факторів зовнішнього середовища (механічних пошкоджень, висихання);

- створюють додатковий осмотичний бар'єр;

- здатні бути фактором вірулентності в певних бактерій (наприклад, *Streptococcus pneumoniae*);
- є бар'єром для бактеріофагів, перешкоджаючи їх адсорбції на клітинах бактерій;
- є джерелом запасних поживних речовин;
- об'єднують клітини в ланцюжки, колонії;
- забезпечують прикріплення клітин до поверхні субстрату.

1.3 Основні форми бактерій

Усі бактерії мають певні морфологічні властивості (форму, розмір, порядок розміщення в мазку) й тинкторіальні властивості (здатність забарвлюватися).

Розрізняють 4 основні форми бактерій (рис. 7):

- кулясті (сферичні), або коковидні (від грец. Kokkos – зерно);
- паличкоподібні (циліндричні);
- звивисті (спіралеподібні);
- ниткоподібні.

Крім того, існують бактерії трикутної, зіркоподібної, тарілкоподібної форм. Виявлено так звані квадратні бактерії, які утворюють скупчення з 8 або 16 клітин у формі пласта.

Кокоподібні бактерії зазвичай мають форму правильної кулі діаметром 1,0–1,5 мкм; певні – бобовидну, ланцетовидну, еліпсоподібну форми.

За характером взаємного розміщення клітин, утворюваних у результаті після поділу, коків поділяють на такі групи:

1. мікрококів (від лат. Micros – малий). Клітини діляться в одній площині й найчастіше відразу ж відокремлюються від материнської. Розміщені поодиноці, безладно;

2. диплококів (від лат. Diplos – подвійний). Діляться в одній площині з утворенням пар клітин, бобовидної, або ланцетовидної форми;

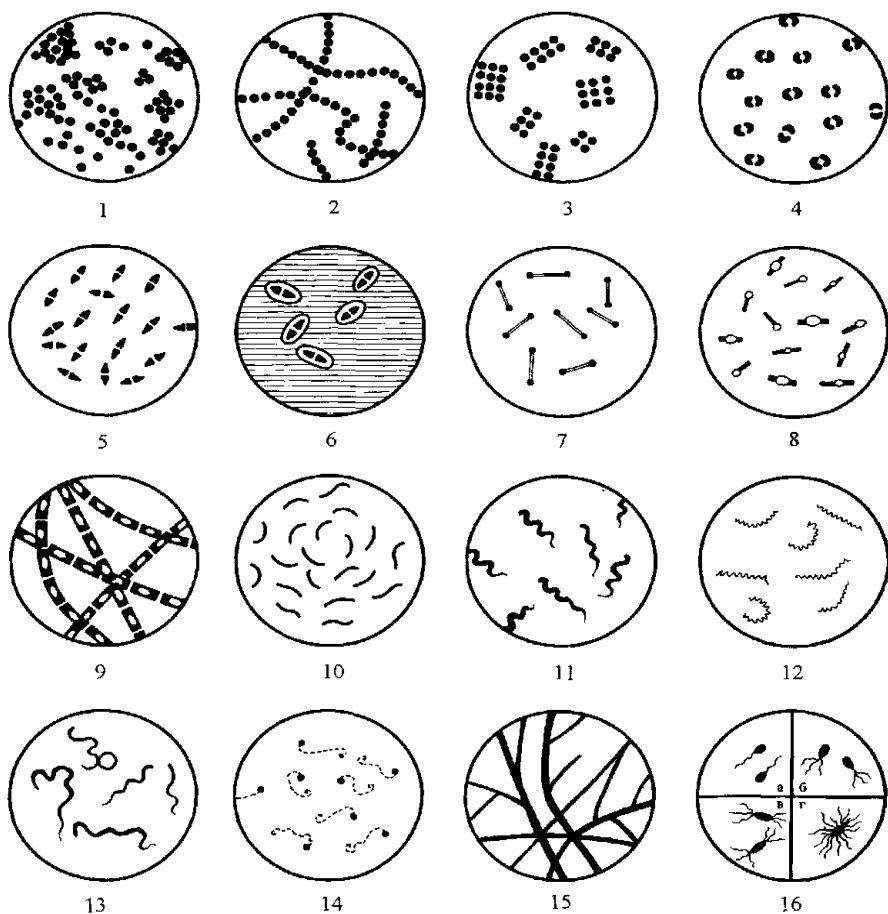


Рисунок 7 – Основні форми бактерій:

- 1 – стафілококи; 2 – стрептококи; 3 – сарцини; 4 – гонококи;
 5 – пневмококи; 6 – капсула пневмококів;
 7 – коринебактерії дифтерії; 8 – клостридії; 9 – бацили;
 10 – вібріони; 11 – спірили; 12 – трепонеми; 13 – борелії;
 14 – лептоспіри; 15 – актиноміцети; 16 – бактерії з джгутиками:
 а – монотрихи; б – лофотрихи; в – амфітрихи; г – перитрихи

3. стрептококів (від лат. Streptos – ланцюжок). Поділ клітин відбувається в одній площині, але клітини, що розмножуються, зберігають між собою зв'язок та утворюють різної довжини ланцюжки, що нагадують нитки намиста;

Багато стрептококів є шкідливими для людини й спричиняють різні захворювання: скарлатину, ангіну, гнійні запалення та ін., наприклад *Streptococcus pyogenes*;

4. стафілококів (від лат. Staphyle – гроно винограду). Клітини діляться в декількох площинах, а утворені розміщуються скупченнями, що нагадують грона винограду;

5. тетракоків (від лат. Tetra – чотири). Поділ відбувається у двох взаємно перпендикулярних площинах із утворенням тетрад;

6. сарцинів (від лат. Sarcina – зв'язка, тюк). Поділ відбувається в трьох взаємно перпендикулярних площинах із утворенням пакетів (тюків) із 8, 16, 32 і більшої кількості особин. Особливо часто зустрічаються в повітрі.

Паличкоподібні (циліндричні форми)

За розміщенням паличок поділяють на:

– поодиноких (безладно розміщених) – монобактерій. Наприклад, *Escherihia coli*;

– розміщених попарно (на одній лінії): диплобацил, диплобактерій. Наприклад, *Pseudomonas*;

– розміщених ланцюжком: стрептобацил, стрептобактерій. Наприклад, *Bacillus*.

Паличок, які утворюють спору, поділяють на:

– бацил – аеробних спороутворювальних бактерій. Спори в таких паличок зазвичай розміщені центрально, і їх діаметр не перевищує ширини бактерії;

– клостридій – анаеробних спороутворювальних бактерій. Спори в них розміщені термінально або субтермінально, вони великі, розтягують оболонку бактерій, і клітини зовні нагадують веретено або тенісну ракетку.

Звивисті (спіралеподібні) форми

За кількістю й характером завитків, а також діаметром клітин їх поділяють на три групи:

1. вібріони (від грец. *Vibrio* – звиватися, згинатися) мають один вигин, що не перевищує чверті витка спіралі. Наприклад, *Vibrio*;

2. спірили (від грец. *Spira* – завиток) – клітини, які мають великий діаметр і малу (2–3) кількість завитків. Наприклад, *Spirillum minor*;

3. спірохети (від грец. *Spira* – завиток, *chaita* – волосся) – рухливі бактерії спіралевидної форми.

Ниткоподібні форми

Розрізняють два типи ниткоподібних бактерій:

- які утворюють тимчасові нитки;
- які утворюють постійні нитки.

Тимчасові нитки (іноді з розгалуженнями) утворюють паличкоподібні бактерії внаслідок порушення умов їх зростання або під час регуляції клітинного ділення (мікобактерії, коринебактерії, а також рикетсії, мікоплазми, багато грамнегативних і грампозитивних бактерій). Після відновлення механізму регуляції поділу й нормальних умов росту ці бактерії відновлюють звичайні для них розміри.

Постійні ниткоподібні форми утворюються з паличковидних клітин, які з'єднуються в довгі ланцюжки або за допомогою слизу, або чохлами чи містками (сіркобактерії, залізобактерії).

Для вивчення тинкторіальних властивостей мікроорганізмів і їх морфології використовують анілінові барвники (основні, кислі й нейтральні).

Здебільшого застосовують основні фарби: метиленовий синій, основний фуксин, генціанвіолет, везувін, хрізоїдін та ін. Рідше – нейтральні (нейтральний червоний) і кислі (еозин).

Із зазначених фарб готують спиртові, водно-спиртові й водні розчини. Інколи для підвищення фарбувальної сили розчину до нього додають протрави, наприклад карболову кислоту, луг та ін.

Для визначення форми бактерій і їх взаємного розміщення в мазку застосовують прості методи забарвлення, тобто

забарвлення здійснюють одним барвником і мазок виходить пофарбованим одним кольором. Наприклад, метиленовий синій дозволяє краще виявити бобовидну форму й парне розміщення коків.

Для вивчення структури бактеріальної клітини та виявлення особливостей її будови застосовують складні методи забарвлення, що передбачають цілий ряд барвників, протрави й диференційні речовини. До складних методів забарвлення належать методи Грама, Нессера, Ожешко та ін.

Тема 2 Філогенетична систематика бактерій (за керівництвом Берджі, 9-те видання)

Природна (філогенетична) систематика мікроорганізмів має кінцевою метою об'єднання споріднених форм, пов'язаних спільністю походження, й установлення ієрархічного підпорядкування окремих груп.

До теперішнього часу немає єдиних принципів і підходів щодо об'єднання (або поділу) їх на різні таксономічні одиниці, хоча для них намагаються використовувати подібність геномів як загальноприйнятий критерій.

Дуже багато мікроорганізмів мають однакові морфологічні ознаки, але відрізняються за будовою геномів, родинні зв'язки між ними часто бувають неясними, а еволюція багатьох просто невідома.

Морфо-фізіологічну класифікацію, найбільш зручну для практичних працівників, які потребують швидкої ідентифікації організмів, створив американський Комітет Берджі із систематизації бактерій. Вона привела до об'єднання організмів у штучні групи або «секції» (від 9 до 35 у різних виданнях).

Не зупиняючись на історичних аспектах проблеми систематизації бактерій, варто зазначити, що найбільш прийнятною філогенетичною системою класифікації прокаріотів є система, що базується на зіставленні послідовності нуклеотидів у 16S-рРНК. Ця система покладена в основу 2-го видання багатотомної енциклопедії прокаріотів – *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology* (Керівництво щодо систематизації бактерій Берджі), перший том якої вийшов у світ у 2001 році. У цій праці всі прокаріоти поділені на 26 філогенетичних «гілок» (груп) відповідно до будови їх 16S-рРНК: 23 «гілки» еубактерій і три архебактерій.

У цьому виданні бактерії за будовою преферійного шару оболонки клітини поділені на чотири основні категорії (відділи):

1) ***Gracilicutes*** (від лат. *Cutes* – шкіра, *gracilis* – тонкий) – грамнегативні еубактерії, які мають клітинну стінку;

2) ***Firmicutes*** (від лат. Firmus – міцний) – грампозитивні еубактерії, які мають клітинну стінку;

3) ***Tenericutes*** (від лат. Tener – м'який, ніжний) – еубактерії, позбавлені клітинної стінки;

4) ***Mendosicutes*** (від лат. Mendosus – помилковий) – архебактерії, клітинні стінки яких відрізняються від аналогічних структур інших прокаріотів. Особливості будови клітинної стінки та інших структур археобактерій наведено у таблиці 2.

Таблиця 2 – Відмінності в будові клітин археобактерій

Ознака	Характеристика ознаки
1	2
Будова генома	Геном представлений дволанцюговою ДНК у нуклеоїді та кільцевими плазмідами. Містить білки-гістони, унікальні інтрони, що відрізняються від еукаріотичних. Гени тРНК та рРНК археїв різняться між собою специфічним складом й послідовністю нуклеотидів. Подібно до еукаріотичних організмів відбуваються процеси реплікації, транскрипції та трансляції (наприклад, є сплайсинг), мають схожу РНК-полімеразу, гени археїв містять інтрони, а ДНК пов'язана з особливими білками гістонами.
Будова клітинної мембрани	Може бути одношаровою або двошаровою, складається з етерів гліцеролу та терпенових сполук. У більшості археїв мембрани одношарові, утворені з особливих фітанолгліцеридів, а не фосфоліпідів, як в інших клітинних організмів, що визначають їхню більшу стійкість за екстремальних умов існування.
Будова клітинної стінки	Складається з псевдомуреїну та специфічних білків (так званий S-шар), може бути утворена певним чином структурованими і регулярно укладеними білковими або глікопротеїдними молекулами, іноді до складу клітинних стінок входять пептиди і полісахариди.

Продовження таблиці 2

1	2
Особливості будови джгутика	Рухи забезпечуються джгутиками, відмінними від джгутиків бактерій: джгутики ростуть шляхом приєднання субодиноць білка флагеліну від основи, джерелом енергії для їхнього руху є АТФ.
Особливості розмноження	Нестатеве (бінарний поділ, множинний поділ, фрагментація й брунькування)
Особливості живлення	Хемоавтотрофне й хемогетеротрофне з використанням найрізноманітніших джерел енергії: світла, органічних сполук, амоніаку, йонів металів, водню та ін. Археям притаманні унікальні метаболічні процеси: бактеріородопсиновий фотосинтез і метаногенез
За особливостями умов існування	Виключно анаероби. В більшості термофіли, навіть екстротермофіли (вище 100 °C), можуть жити в надзвичайно солоному (галофіли), кислому (ацидофіли), лужному (алкалофіли) середовищі (архея <i>Methanopyrus kandleri</i> існує за температури +122 °C, архея <i>Thermococcus gammatolerans</i> витримує вплив радіації, що перевищує летальну дозу для людини в 3 000 разів) Археї за несприятливих умов ніколи не утворюють спор, як це є у бактерій.
Кількість клітин	Виключно одноклітинні

Археобактерії відіграють важливу роль у формуванні газового складу атмосфери. Серед них особливої уваги заслуговують метаноутворювальні бактерії.

Метаногени – велика й різноманітна група мікроорганізмів, об'єднаних трьома загальними для всіх ознаками:

- здатністю утворювати метан як основний продукт енергетичного метаболізму;
- облигатним анаеробіозом;
- приналежністю до домену архей.

Метаноутворювальні бактерії об'єднані в єдине сімейство *Methanobacteriaceae*. Таксономія метаногенів ґрунтується на порівняльному аналізі нуклеотидних послідовностей гена 16S рРНК. Усього описані 19 родів і більше ніж 70 видів метаногенних бактерій (Визначник, 1997; Prokaryotes, 2001). Анаеробні зони водойм, у яких уміст більш термодинамічно вигідних акцепторів електронів (нітратів, сульфатів, Fe^{3+}) обмежений, є сприятливим місцем життя для них.

До відділу *Gracilicutes* належать бактерії різної морфології з грамнегативною клітинною стінкою.

Розмноження відбувається здебільшого бінарним поділом, певні бактерії розмножуються брунькуванням. Ендоспор не утворюють. Більшість рухливі. Простежуються всі типи пересування бактерій: за допомогою джгутиків, ковзанням, згинанням. Відділ об'єднує аеробних, анаеробних і факультативних анаеробних бактерій; фототрофних та хемотрофних бактерій. Відділ поділяють на три класи: *Scotobacteria*, *Oxyphotobacteria*, *Anoxyphotobacteria*.

До класу *Scotobacteria* належать грамнегативні бактерії, які не використовують світлової енергії для метаболізму, а одержують її лише в результаті окисно-відновних реакцій. Назва класу походить від грец. *scotos* – темрява. Це найбільший клас бактерій.

Клас *Anoxyphotobacteria* об'єднує пурпурних, зелених бактерій і геліобактерій, які здійснюють аноксигенний фотосинтез (без виділення молекулярного кисню).

Клас *Oxyphotobacteria* презентований ціанобактеріями та прохлорофітами, які здійснюють оксигенний фотосинтез (із виділенням молекулярного кисню). Цей тип фотосинтезу аналогічний фотосинтезу рослин.

До відділу *Firmicutes* належать бактерії з грампозитивною клітинною стінкою.

Клітини можуть бути різної форми: паличками, коками, ниткоподібними, розгалуженими. Певні представники утворюють ендоспори. Більшість із них нерухомі; рухомі форми мають перитрихіальне джгутикування. Відділ об'єднує аеробних, анаеробних і факультативних анаеробних бактерій. Відділ складається з двох класів: *Firmibacteria*, *Thallobacteria*.

У класі *Firmibacteria* велика кількість «нерозгалужених» грампозитивних бактерій.

Клас *Thallobacteria* містить бактерії, клітини яких здатні «галузитися».

Tenericutes – відділ бактерій, які не мають клітинної стінки. У зв'язку з цим форма клітин непостійна: в чистій культурі одного виду одночасно наявні коковидні, паличкоподібні, ниткоподібні, грушеподібні, дископодібні й інші клітини.

Розмноження бактерій цього відділу, відбувається бінарним поділом, брунькуванням. Фарбування за Грамом негативне. Характерне утворення дрібних колоній, які врастають в агар. Можуть бути сапрофітами, паразитами або патогенами. У відділі один клас - *Mollicutes* (мікоплазми).

Відділ *Mendosicutes* утворений бактеріями з ригідною клітинною стінкою, що не містить пептидоглікану муреїну.

Більшість представників – облігатні анаероби, багато з яких мають джгутики. Види характеризуються екологічною й метаболічною різноманітністю, здатністю жити в екстремальних умовах. Відділ містить один клас - *Archaeobacteria*.

У складі чотирьох відділів (основних категорій) виділені 35 груп (або секцій) бактерій.

До відділу ***Gracilicutes*** належать такі групи:

- 1) спірохети (1);
- 2) аеробні (або мікроаерофільні), рухливі, спіралеподібні (або вібріодні) грамнегативні бактерії (2);
- 3) нерухомі або рідко рухливі грамнегативні вигнуті бактерії (3);
- 4) грамнегативні аеробні (або мікроаерофільні) палички й коки (4);
- 5) факультативно-аеробні грамнегативні палички (5);

6) грамнегативні анаеробні прямі, вигнуті або спіралевидні палички (6);

7) бактерії, які здійснюють дисиміляційне відновлення сірки або сульфату (7);

8) анаеробні грамнегативні коки (8);

9) рикетсії та хламідії (9);

10) аноксигенні фототрофні бактерії (10);

11) оксигенні фототрофні бактерії (11);

12) аеробні хемолітотрофні бактерії й близькі до них організми (12);

13) бактерії, які брунькуються та (або) утворюють вирости (13);

14) бактерії, які мають чохла (14);

15) нефотосинтезувальні ковзаючі бактерії, які не утворюють плодових тіл (15);

16) ковзаючі бактерії, які утворюють плодові тіла (16).

До відділу *Firmicutes* належать:

1) грампозитивні коки (17);

2) грампозитивні палички й коки, які утворюють ендоспори (18);

3) грампозитивні палички правильної форми, які не утворюють спор (19);

4) грампозитивні палички неправильної форми, які не утворюють спор (20);

5) мікобактерії (21);

6) актиноміцети (22-29).

До відділу *Tenericutes* належать мікоплазми (30).

У відділі *Mendosicutes*:

1) метаногени (31);

2) сульфатредукувальні архебактерії (32);

3) екстремально галофільні архебактерії (галобактерії) (33);

4) архебактерії без клітинної стінки (34);

5) екстремально-термофільні й гіпертермофільні архебактерії, які метаболізують сірку (35).

Коротко розглянемо певні з цих груп, найбільш цікаві, на наш погляд, щодо їх екологічної діяльності.

Вигнуті палички й спірили (група 2). До цієї групи належать спірили з полярним джгутиком, морські *Oceanospirillum* і прісноводні *Aquaspirillum*. Це типово водні органотрофні організми, адаптовані до умов зниженого вмісту кисню, які розвиваються в зоні оксиклину у водоймах.

Нерухомі вигнуті палички – «мікроциклуси» (група 3). Це грамнегативні аеробні органотрофи, зігнуті у формі кренделя, тому її легко визначити за допомогою мікроскопа в планктоні водойм за специфічною морфологією, але ці планктонні організми не є звичайними мешканцями лабораторних культур.

Грамнегативні аеробні палички та коки (група 4) становлять групу найбільш масових представників лабораторних культур, які одержали загальну назву «псевдомонади» за формою клітин із полярним джгутиком. Вони є масою копіотрофів-колонізаторів, які швидко розвиваються на багатих середовищах.

Одну з груп становлять симбіотичні азотфіксатори ризобій із типовим родом *Rhizobium*. Іншу – вільноіснуючі азотфіксатори азотобактери, до яких належать *Azotobacter*, *Azomonas*, *Beijerinckia*, але не *Azospirillum*. Азотфіксатори - найважливіше для біогеохімічної машини планети функціональне угруповання мікроорганізмів.

Інша група псевдомонад - ацетобактерії, які аеробно продукують ацетат з етанолу й здатні розвиватися в кислому середовищі. Їх типовим представником є рід *Acetobacter* (рис. 8).

Родина об'єднує вільноіснуючих **азотфіксувальних бактерій**, зокрема роди: *Azotobacter*, *Azomonas*, *Agromonas*, *Beijerinckia*, *Derxia*.

Це великі паличкоподібні клітини, неспороутворювальні, облигатні аероби, хемоорганогетеротрофи, мешканці води, ґрунту й поверхні рослин, головною особливістю яких є здатність фіксувати молекулярний азот.

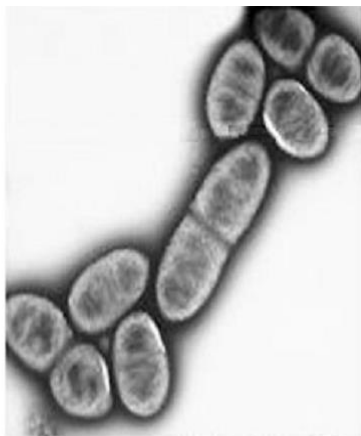


Рисунок 8 – Представники бактерій родів *Acetobacter* (зліва) і *Gluconobacter* (справа)

Із віком клітини змінюють форму, перетворюючись на великі коки, часто з'єднані попарно, які мають загальну капсулу. Старим культурам властиве утворення цист (рис. 9).

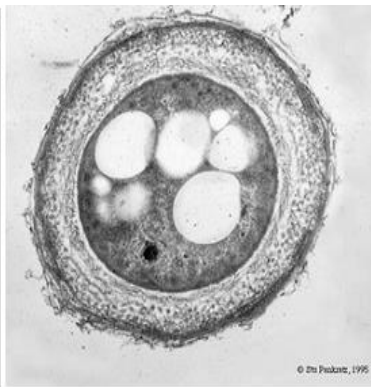
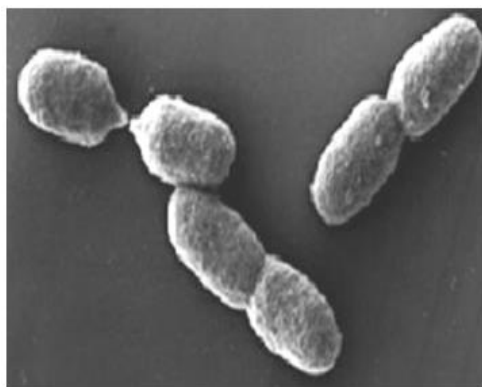


Рисунок 9 – Бактерії роду *Azotobacter*: вегетативні клітини (зліва) та цисти (справа)

Факультативно-анаеробні грамнегативні палички (група 5) об'єднують ентеробактерій із центральним представником *Escherichia coli* як типом усіх бактерій узагалі.

Вибір організму як типу обумовлений не лише початковим використанням його як індикатора фекального забруднення в санітарній мікробіології, а й легкістю зростання на агаризованих щільних середовищах для типового мікроорганізму (властивість дуже сумнівна відповідно до природознавства). Проте кількість робіт щодо з'ясування універсальних механізмів бактеріальної клітини, виконаних на *E. coli*, перетворило цей організм майже на символ бактерії.

Іншу групу становлять вібріони - вигнуті рухливі грамнегативні палички з типовим родом *Vibrio*, які мають переважно бродильний тип метаболізму.

До групи ентеробактерій також належать бактерії роду *Photobacterium*, які світяться. Як ентеробактерії класифіковані багато патогенних організмів, особливо мешканців кишкового тракту, хоча вони й не становлять основної маси бактерій цієї групи.

Бактероїди (група 6) - група грамнегативних неспорівих облігатно анаеробних органотрофних бактерій, які здійснюють бродіння.

Сульфатредуквальні й сіркоредуквальні бактерії (сульфідогени) (група 7) - досить компактні угруповання з типовим родом *Desulfovibrio* (рис. 10), відкритим М. Бейєринком, що довгий час залишалися єдиним описаним представником сульфатредуквальних бактерій. Це облігатний анаеробний організм, який володіє дисимільаторно відновлює сульфат з утворенням H_2S .

Анаеробні грамнегативні коки (група 8) здійснюють бродіння органічних речовин і становлять окрему групу вейлонел.

Аноксигенних фототрофних бактерій (групу 10) чітко поділяють на декілька груп за фізіологією.

Пурпурні сірчані бактерії характеризуються залежністю від H_2S як донора електронів та послідовно окиснюють його на світлі в сірку й сульфат. Їм властиве внутрішньоклітинне запасання сірки, що поряд із забарвленням клітин є діагностичною ознакою групи.

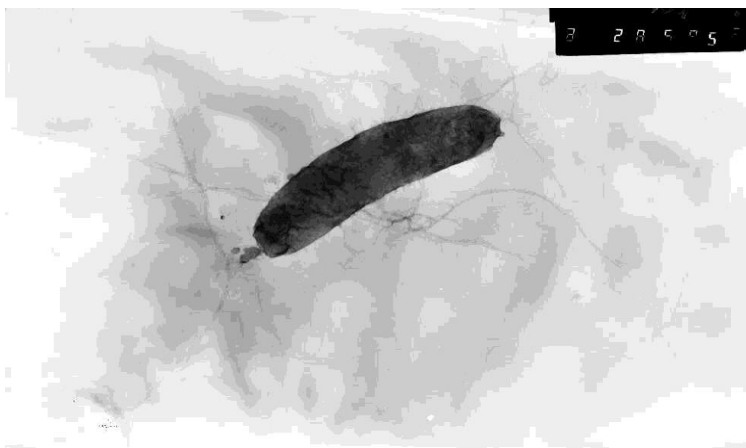


Рисунок 10 – Електронна мікроскопія. Клітина *Desulfovibrio sp.*

Несірчані пурпурні бактерії об'єднують переважно фотоорганотрофних або тих, які використовують H_2 , анаеробних бактерій із широкими метаболічними можливостями. Багато з них ростуть не лише на світлі, а й у темряві.

Зелені сірчані бактерії становлять абсолютно відмінну від пурпурних бактерій групу винятково анаеробних облігатно-фототрофних організмів, хоча також анаеробно окиснюють сірководень на світлі.

Серед **зелених нитчастих бактерій** – філогенетично обособленої, але не однірдної групи – найбільш детально вивчений термофільний фотоорганотроф *Chloroflexus* із незвичайним, лише недавно розшифрованим способом асиміляції вуглекислоти: 3-гідроксіпропіонатним і/або відновлювальним циклом дикарбонових кислот (рис. 11).

Геліобактерії – єдині грампозитивні фототрофи, здатні до утворення справжніх ендоспор.

Це облігатні анаероби й гетеротрофи, які містять у клітинах унікальний бактеріохлорофіл g. Як і більшість аноксигенних фототрофних бактерій, геліобактерії є активними азотфіксаторами. Вони зустрічаються в ґрунтах і содових озерах.

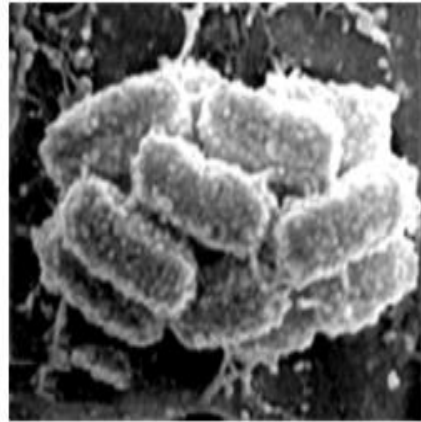
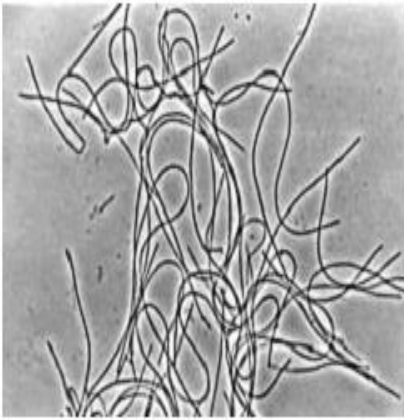


Рисунок 11 – Представники зелених бактерій:
Chloroflexus (зліва) та *Chlorobium* (справа)

Еритробактерії та інші аеробні бактерії, які утворюють бактеріохлорофіл а, є облігатними органогетеротрофами, аеробами, лише обмежено здатними використовувати енергію світла.

Оксигенні фототрофи (група 11), або ціанобактерії (рис. 12), раніше мали назву «синьо-зелені водорості». Вважали, що функціонально вони повністю подібні до водоростей, відрізняючись будовою клітини й набором додаткових пігментів.

Морфологія ціанобактерій досить різноманітна, що дозволяє розпізнавати їх мікроскопічно.

Ціанобактерії, як основні первинні продуценти у світі бактерій, є організмами-едифікаторами (від edifice – будівля), які створюють фізичну структуру ціанобактеріальних угруповань. Вона містить різноманітний набір прокаріотів, які взаємодіють між собою. (Зверніть увагу, що термін «ціанобактеріальні» означає угруповання функціонально подібних ціанобактерій, а «ціанобактеріальне угруповання» – угруповання ціанобактерій і функціонально дуже різних бактерій).

Значний інтерес становить група ціанобактерій через зосередження в ній різноманітних фізіологічних можливостей.

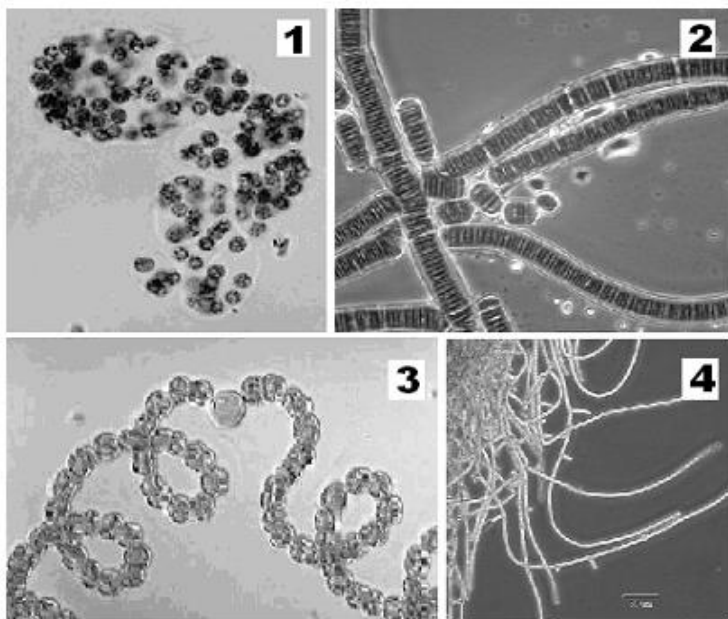


Рисунок 12 – Ціанобактерії:

1 – *Microcystis*; 2 – *Lyngbia*; 3 – *Anabaena*; 4 – *Fisherella*

У надрах цієї групи, ймовірно, сформувався й у цілому оформився фотосинтез, що ґрунтується на функціонуванні двох фотосистем, використанні H_2O як екзогенного донора електронів і супроводжується виділенням O_2 .

Прохлорофіти утворюють дуже маленьку групу окисненних прокаріотів із морського симбіотичного *Prochloron* і вільноживучого *Prochlorothrix*, зовні подібного до осцилаторії, якою його вважали спочатку.

У морі поширений *Prochlorococcus*, який створює значну частину первинної продукції в оліготрофному океані.

Аеробних хемолітотрофів (групу 12) чітко поділяють на групи за субстратом, використовуваним для живлення. Субстратом можуть бути сполуки азоту, сірки, заліза, H_2 , CO . Разом із ними нерідко розглядають метанотрофів, які окиснюють CH_4 , і метилотрофів.

Об'єднання метанотрофів із нітрифікаторами не випадкове, тому що організми мають багато спільного в морфології, розвинену систему внутрішньоцитоплазматичних мембран і подібним перший фермент підготовчого обміну – метан- (або аммоній-) монооксигеназу.

Нітрифікатори поділені на дві групи відповідно до етапів окиснення:

- нітрифікатори I фази окиснюють амоній у нітрит;
- нітрифікатори II фази – нітрит у нітрат (рис. 13).

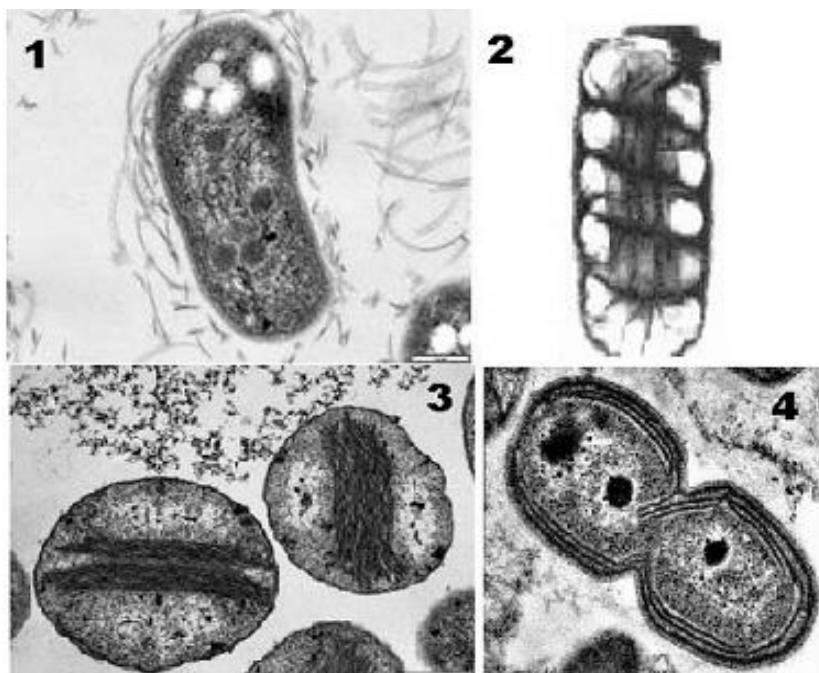


Рисунок 13 – Нітрифікувальні бактерії:

1 – *Nitrobacter*; 2 – *Nitrospira*; 3 – *Nitrosococcus*;
4 – *Nitrosomonas*

Обидві групи організмів розвиваються в полі термодинамічної стійкості окиснених сполук азоту.

За наявності нітриту й органічних речовин часто відбувається двофазне зростання: спочатку клітини

використовують нітрит, а потім, після лаг-фази, окиснюють органічну речовину.

Хемоорганотрофний ріст повільний і незбалансований, із накопиченням великої кількості гранул полі- β -гидроксибутирата, внаслідок клітина деформується, змінюються її розміри.

Усі наземні (грунтові й прісноводні) бактерії, які окиснюють нітрит, належать винятково до роду *Nitrobacter*. Види, поширені в океанах, зазвичай облігатно-галофільні. Типовий вид *Nitrobacter winogradskyi*.

Тіонові бактерії окиснюють відновлені сполуки сірки в сульфат.

Основним представником цієї групи є рід *Thiobacillus*, що морфологічно об'єднує типових псевдомонад. Для цього роду особливо чітко простежується спеціалізація видів залежно від фізико-хімічних умов середовища. За рН середовища тіобацили поділяють на ацидофільних і нейтрофільних.

Нитчасті сіркобактерії (**група 15**) одними з перших виявили мікроскопісти як масові великі водні організми з включеннями сірки. Їх систематизація поряд зі спостереженнями за фізіологією в проточній мікроскопічній культурі стали для С. Н. Виноградського базисом до відкриття хемосинтезу.

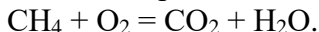
Залізобактерії (група 12) були першими організмами, які ще на початку XIX століття стали для Х. Г. Еренберга (Ch. G. Ehrenberg) підґрунтям для твердження, що мікроби можуть відігравати геологічну роль, утворюючи великі відкладення охри.

Так само, як і дослідженні сіркобактерії, культивування залізобактерій особливо складне тому що лише за дуже кислого рН залізо стійке до окиснення повітрям. Залізобактерії суворо додержуються полів стійкості сполук заліза.

Збірною групою є газотрофи.

Облігатні метанокиснювальні бактерії (метанотрофи) становлять фізіологічно й таксономічно відокремлену групу мікроорганізмів, здатних використовувати метан і метанол як джерела вуглецю та енергії й нездатних використовувати для підтримання росту інших одно- та полівуглецевих сполук.

Метанотрофи здійснюють реакцію:



Вона, незважаючи на уявну простоту, потребує високої енергії активації, тому доступна лише специфічній групі організмів.

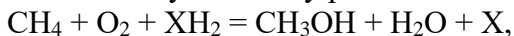
У природі метанотрофи формують метаноокиснювальні угруповання, в яких їх супроводжують групи, які використовують продукти неповного окиснення метану – так званий бактеріальний фільтр (Намсараєв, Заварзін, 1972).

Функціонування «бактеріального фільтра» – ключовий біохімічний процес, що регулює емісію в атмосферу метану – другого за значущістю після вуглекислоти парникового газу (метан відповідальний за 20 % парникового ефекту) (Oremland, Ciceron, 1988).

Метанотрофи поширені в мулі прісних водойм і прибережних морських зон, донних відкладеннях і воді морів, бактеріальних матах, болотах, ґрунтах, рисових полях, стічних водах, рубцях великої рогатої худоби, вугільних шахтах, ґрунтах нафтогазоносних районів і т.д.

Відкриті в 1906 р Н. Зонгеном (N. Sohngen), вони довгий час не були об'єктом інтенсивних досліджень та лише з 1960-х рр. привернули увагу після опису Р. Віттенбарі (R. Whittenbury) їх різноманітності, з подальшим вивченням біохімічних способів метилотрофії й використанням для виробництва білка одноклітинних на природному газі, а також для контролю емісії парникового газу – метану.

Ключовим ферментом обміну слугує метанмонооксигеназа (ММО), що окиснює CH_4 у метанолу реакції:



де X– клітинний донор електрона.

Від утворення метанолу способи його метаболізму подібними для метилотрофів – організмів, які використовують метиловані сполуки.

Водневі бактерії належать до літотрофних організмів, які належать до різних таксономічних груп.

Ковзаючих бактерій (групи 15, 16) поділяють на великі групи одноклітинних цитофагів і трихомних бактерій. Причиною

їх об'єднання є спосіб руху: під час контактування з твердою фазою вони можуть ковзати по ній, як це властиво ціанобактеріям. Джгутиків у них немає.

Цитофаги розкладають полімери, такі як целюлоза або хітин. Цитофаги належать до найважливіших аеробних целюлозорозкладальних організмів. За гідроліз целюлози відповідають пов'язані з мембраною ендоглюконази й периплазматичні екзоглюконази, тому для розкладання целюлози клітини повинні здійснювати тісний фізичний контакт із волокнами полімеру.

Трихомні ковзаючі бактерії, крім розглянутої з сіркобактеріями групи *Beggiatoa*, містять органотрофні форми як аналог формідіумів *Herpetosiphon*, аналог осцилаторій *Vitreoscilla*, аналог тіотріксів *Leucothrix*, тому їх часто позначають як «безбарвні водорості», маючи на увазі синьо-зелені. Вони у великій кількості спостерігаються на поверхні мулу, де їх спосіб пересування в інтерстиціальній воді між частинками найбільш зручний.

Неспороутворювальні грампозитивні палички правильної форми (група 19) здебільшого представлені родом *Lactobacillus*, и тому їх зазвичай називають лактобацилами. Вони здійснюють молочнокисле бродіння і належать до аеротолерантних анаеробів.

Стрептококи молочної групи – рід *Lactococcus* (рис. 14) – спричиняють скисання молока та відіграють важливу роль у молочній і харчовій промисловостях.



Рисунок 14 – Молочні стрептококи

На завершення варто підкреслити, що більшість мікроорганізмів, які існують у природних угрупованнях, ще лише потрібно виділити в чисті культури. Вважають, що на сьогодні культивувати можна лише 0,1 % усієї мікробної різноманітності, а інших представників бактерій виростити й ідентифікувати не вдається, хоча вже як чисті культури виділені й описані близько 5 тис. видів прокаріотів.

Тема 3 Фізіологічні групи бактерій за типами живлення

Живлення прокаріотів досить різноманітне. Його можна охарактеризувати за трьома показниками:

- джерелом вуглецю (*сапробіонти* – *гетеротрофи* й *автотрофи*);
- джерелом енергії (*фототрофи* й *хемотрофи*);
- джерелом електронів (*літотрофи* використовують неорганічні речовини; *органотрофи* – органічні).

Тоді залежно від джерела енергії й природи донора електронів можливі такі основні вісім комбінацій типів енергетичного метаболізму та відповідних їм груп організмів (таблиця 3)

Якщо додати до класифікації акцептор електрона – O_2 – для аеробів або інший для анаеробів, кількість типів живлення становитиме 16. Для кожного з них є приклади в світі бактерій.

Назва «органотрофи» більш правильна, ніж звичайна назви «гетеротрофи», для організмів-деструкторів.

Тип харчування не обов'язково суворо пов'язаний із конкретним видом: багато організмів здатні переходити від одного типу живлення до іншого.

Особливо це стосується до фототрофних організмів, світло до яких надходить лише вдень, а вночі вони повинні використовувати інший тип живлення. Тому для фототрофів особливо важливі ендogenousні запасні речовини, на метаболізм яких вони переходять під час відсутності зовнішніх джерел енергії.

Термін «трофія» вживають також і для характерних типів обміну залежно від субстратів наприклад метанокиснювальні бактерії називають метанотрофами, бактерії, що використовують H_2 , – гідрогенотрофами.

Інша класифікація поділяє організми за продуктами обміну. Вона зручна для анаеробів, серед яких виділяють маслянокислих, пропіонових, молочнокислих бактерій. Іноді вживають закінчення «-гени», наприклад, метаногени, ацетогени, сульфідогени, щоб позначити, яку речовину вони генерують.

Таблиця 3 – Основні типи енергетичного метаболізму бактерій

Тип живлення	Джере- ло вугле- цю	Джере- ло енергії	Джерело електронів	Представники прокаріотів
1	2	3	4	5
Фотоліто- автотрофи	CO ₂	світло	неорганічні сполуки (H ₂ O, H ₂ S, S ⁰ , Na ₂ S ₂ O ₃ , H ₂)	ціанобактерії, зелені, сіркові, пурпурні бактерії
Фотоліто- гетеротрофи	органічні сполу- ки	світло	неорганічні сполуки (H ₂ O, H ₂ S, S ⁰ , Na ₂ S ₂ O ₃ , H ₂)	Певні ціанобактерії, пурпурні й зелені бактерії
Фотоорган- автотрофи	CO ₂	світло	органічні сполуки (спирти, органічні кислоти тощо)	Певні пурпурні бактерії
Фотоорган- гетеротрофи	органічні сполу- ки	світло	органічні сполуки (спирти, органічні кислоти тощо)	певні зелені бактерії, певні ціанобактерії галобактерії
Хемоліто- автотрофи	CO ₂	Окис- новідн ов- лювані реак- ції	неорганічні сполуки (H ₂ , NH ₃ , H ₂ S, Fe ²⁺ , CO)	нітрифікуючі, тіонові, водневі бактерії, ацидофільні залізобактерії

Продовження таблиці 3

1	2	3	4	5
Хемоліто-гетеротрофи	органічні сполуки	Окисно-відновні реакції	неорганічні сполуки (H_2 , NH_3 , H_2S , Fe^{2+} , CO)	метаноутворювальні археобактерії, водневі бактерії
Хемоорганогетеротрофи	CO_2	Окисно-відновні реакції	органічні сполуки	факультативні метилотрофи, які окиснюють мурашину кислоту
Хемоорганогетеротрофи	органічні сполуки	окиснення органічних речовин	органічні сполуки	більшість бактерій (амоніфікатори, бактерії, які руйнують клітковину, пектин, бактерії бродіння.

Тема 4 Еколого-фізіологічні групи бактеріальних організмів

Фізіологію організму визначає межами його пристосування до фізичних і хімічних умов середовища проживання. Її описують областю толерантності, коли мова йде про несприятливі фактори.

Для безперервних факторів можна встановити залежність швидкості росту від них у вигляді трикутника, вершини якого відповідають *кардинальним точкам*, зазвичай зазначеним в описанні виду.

Для кожного фактора встановлено максимальне й мінімальне значення, за яких немає росту, і оптимум, за якого ріст (чи інша функція) максимальні. Поза областю оптимуму організм активний, але перебуває в області пригнічення; його конкурентоспроможність знижена та його може витіснити інший вид.

Відповідно до екологічно значущих факторів виявляють фізіологічні групи організмів. Зокрема важлива класифікація груп за фізичними й фізико-хімічними факторами. Вони визначають місцеперебування, в якому ця група розвивається.

4.1 Екологічні групи за температурним фактором середовища

Відповідно до температури середовища виділяються зазначені нижче екофізіологічні групи.

Психрофіли – організми, ріст яких проходить в діапазоні від 0 до 20 °C з оптимумом нижчим за 20 °C. Водночас тут є різні категорії, аж до організмів, які розвиваються за температури близько 0 °C, зокрема за від'ємними у льодах, наприклад, знизу плавучих льодів.

Рости за низьких температур можуть також організми, які отдержали назву **психроактивні** (часто вживають невдалий термін «психротрофні»). Фактично, це евритермні організми, активні за низьких температур.

Екофізіологічна відмінність між психрофілами й психроактивними організмами істотна.

Психрофіли існують у постійно холодних умовах, наприклад, у глибинах океану або глибоких водоймах, у яких коливання температури дуже незначні. Психроактивні організми пристосовані до сезонних змін клімату, в теплий період вони накопичують біомасу, але продовжують рости, коли активність інших пригнічена.

Серед мікроорганізмів, здатних до розвитку за низьких температур, виділяють дві фізіологічні групи – *облігатні* та *факультативні психрофіли* (іноді їх називають психротрофами). Їх розрізняють за екологічними нішами й механізмами адаптації до холоду.

До сьогодні широко використовують характеристику цих груп, запропоновану в 1970-х рр. Р. Морітом (Morita, 1970).

Оскільки термін «трофія» зазвичай вживають, якщо мова йде про поживні субстрати, щоб уникнути плутанини в літературі, використовують термін «психротолерантні» організми для позначення мезофільних видів, здатних адаптуватися до низьких температур.

Відповідно до концепції екологічної толерантності запропоновані два терміни: «стенопсихрофіли» й «еврипсихрофіли» для позначення мікроорганізмів з обмеженим інтервалом температур для росту (справжні психрофіли) та мікроорганізмів, толерантних до ширшого інтервалу значень температур (психротрофи або психротолерантні).

Психрофільні організми вивчені недостатньо, тому що сповільнене зростання робить їх незручними лабораторними об'єктами.

Їх пристосування до зниження температури пов'язують зі зміною складу мембран і здатністю до утворення кріопротекторів. За знижених температур знижується не лише швидкість росту, а й швидкість відмирання, та, відповідно, підвищується виживання.

Інший механізм пов'язаний із підвищеним синтезом ключових ферментів, що мають більш високий температурний

оптимум, але тільки лише накопиченню зберігають достатню для функціонування клітини активність.

Багато психрофілів є грамнегативними бактеріями, і їх представники виявлені серед родів *Vibrio*, *Pseudomonas*, *Achromobacter*, *Flavobacterium*, *Cytophaga*. Серед грампозитивних бактерій психрофіли описані у видів роду *Clostridium*. Варто підкреслити, що психрофіли поширені в природі, тому що вони формують постійну мікрофлору регіонів вічного холоду, полярних регіонів та океанів, що займають 14 і 71 % поверхні Землі відповідно. На сьогодні психрофіли знайдені в південній частині Антарктиди й гірських льодовиках Арктики.

Океани також є природним місцем існування психрофільних бактерій, у якому перербувають у воді у вільному стані або симбіозі з морськими рослинами чи тваринами.

Психротрофи також поширені в природі. Вони описані серед представників родів *Bacillus*, *Micrococcus*, *Clostridium*, *Pseudomonas*, *Chromobacter*, *Acinetobacter* та ін.

Багато механізмів адаптації до холоду вивчені в таких модельних психротрофних видів, як *Bacillus psychrophilus* і *Micrococcus cryophilus*. Пристосування до зниженої температури проявляється в зміні складу мембран (у них підвищується вміст ненасичених жирних кислот) і синтезі кріопротекторів (наприклад, гліцерину). Інший механізм пов'язаний із накопиченням у клітинах великої кількості найбільш важливих ферментів, тому навіть за неоптимальної температури їх функціонування дозволяє клітині підтримувати достатню активність (Єрмілова, 2007).

Під час дослідження метаногенного угруповання тундри група російських вчених під керівництвом Г. А. Заварзіна уперше виявила перемикання трофічних шляхів угруповання залежно від температури, обумовлене зміною домінувальних груп мікроорганізмів.

Мезофіли мають оптимум, близький до температури тіла теплокровних тварин, проте більшість ростуть краще за температури 20–25 °С.

Максимальна температура тіла для мезофілів, які живуть вільно, становить приблизно 45 °С і близька до максимального нагрівання ґрунту сонцем. Це найбільш вивчена група організмів, найзручніша для дослідження в лабораторних умовах. Серед цієї групи виділяються стено termних і еври termних організми. До мезофілів належать найбільш масові групи протеобактерій, ціанобактерії, грампозитивні бактерії.

Термофіли – організми, які ростуть за температури вищої за 50 °С. Зараз їх поділили на кілька груп зі спеціальними назвами.

Власне термофіли розвиваються за максимальної температурі нижчої за 70 °С, і мінімальної – вищою за 40 °С. Це мешканці термальних джерел, куп органічної речовини, в яких у наслідок гниття відбувається розігрівання компостів та куп вугілля. Цілий ряд груп, наприклад ціанобактерій, має межу температуру 70 °С.

Група термофілів вирізняється складною структурою.

Значні зміни температури (на 20 °С або більше) спричиняють тимчасову зупинку росту, після якої відновлюється нормальне експоненціальне зростання зі швидкістю, що відповідає цій температурі. Істотне зниження температури може призвести до втрати життєздатності, ймовірно, через порушення бар'єрних функцій мембрани й втрати розчинених речовин.

Проникність мембрани може також порушуватися внаслідок раптового підвищення температури. У організмів, пристосованих до перебування в високотемпературних умовах, білки та мембранні системи здатні нормально функціонувати в цих умовах.

У певних термофільних мікроорганізмів за дуже високої температури (вищої за 80 °С) здебільшого порушується протонний потенціал на мембрані внаслідок підвищення її проникності для протонів. Водночас термофіли перемикаються на механізм енергетичного спряження за участю іонів Na^+ замість протонів, тому що на проникність мембрани по відношенню до цих іонів висока температура менше впливає.

Висока температура, крім змін у структурі мембрани, спричиняє денатурацію білків, безпосередньо впливаючи цим на метаболізм.

Зазвичай, підвищення температури приводить у клітинах до двох основних ефектів.

По-перше, підвищується ступінь плинності ліпідного бішару мембрани, що врешті-решт може стати проникним для іонів. Для підтримання відносно постійної в'язкості мембрани за різних температурах у більшості бактерій відбуваються зміни її ліпідного складу. За низької температури необхідний ступінь плинності мембрани забезпечує включення в ліпіди коротколанцюгових і ненасичених жирних кислот.

Під час підвищення температури в мембрану включаються більш насичені довголанцюгові жирні кислоти. Вважають, що позаклітинні виділення вільних жирних кислот є додатковим механізмом регуляції й підтримання певного складу жирних кислот клітини.

Другий ефект, підвищення температури – зростання активності ферментних систем (удвічі в разі підвищення температури на 10 °C).

Верхню межу цього ефекту визначають за природною стабільністю кожного ферменту; в кінцевому результаті підйом температури приводить до денатурації білка та втрати ферментативної активності.

Ферменти термофільних мікроорганізмів є термостабільними й активні за більш високих температур. Між субодинацями в молекулах ензимів термофілів існують міцніші гідрофобні зв'язки, що обумовлюють їх термостабільність (Квасніков, 1978; Логінова, 1982; Чурикова, Вікторов, 1989).

Екстремофільні термофіли мають максимум за температури близько 90 °C і не ростуть за 60–70 °C.

Гіпертермофільні мікроорганізми мають максимум за температури вищої за 100 °C та є переважно гідрогенотрофними. Це мешканці гідротерм і нагрітої підземної гідросфери.

Вони викликали посилений інтерес останніми роками. Ферменти екстремальних термофілів та гіпертермофілов мають

високий температурний оптимум і відповідно повинні мати інший склад. Їх мембрани багаті насиченими ліпідами.

До гіпертермофілів належать мікроорганізми, які для розвитку потребують мінімальної температури, зазвичай, понад 70 °С. Їх оптимум розвитку – 85-105 °С, а максимальна температура зростання – 110° С (Бонч-Осмоловська, 2002; Ленгелер та ін., 2005).

У термальних джерелах розповсюдження еукаріотів обмежене температурою 45–55 °С (Brock, 1967; Castenholz, 1969; Wickstrom, Castenholz, 1985), тому сучасні мікробні угруповання гідротермальних систем становлять значний інтерес щодо еволюції біосфери. Багато дослідників вважаються їх аналогами найдавніших біоценозів Землі (Заварзін, 1984, 2001; Baross, Hoffman, 1985; Stetter, 1996, Walter et al., 1998) .

Поділ на зазначені фізіологічні групи відповідно до температури до певної міри умовний, тому що температура – безперервний фактор у просторі, й між областями психрофілів, мезофілів і термофілів немає чітких меж.

Водночас ці фізіологічні групи досить чіткі, можливо, тому, що проміжні температури досліджені не так докладно.

4.2 Екологічні групи за відношенням до рН середовища

Кислотність і лужність. На відміну від температурного фактору дії хімічних чинників мікроорганізми можуть хоча б частково протистояти завдяки мембранному бар'єру проникності. Внутрішній рН клітини підтримується на рівні, близькому до нейтрального (рН 6–8), і це пов'язано, насамперед, з протонною енергетикою, що змушує клітину підтримувати внутрішньоклітинне значення $\text{pH} < 9$ за допомогою іонного обміну. Проте певні групи організмів здатні розвиватися за екстремальних значень рН середовища.

За рН виділяються зазначені нижче фізіологічні групи:

Нейтрофіли розвиваються за нейтрального рН у діапазоні $\text{pH} > 5$ і $\text{pH} < 9$, але здебільшого рН 6–8; до них належать більшість організмів. Підкислення середовища, наприклад,

унаслідок утворення органічних кислот, призводить до зупинки зростання нейтрофілів, що використовують для сквашування й збереження рослинних продуктів.

Ацидофіли живуть за рН, меншого ніж 6, до граничної кислотності рН, меншої ніж 2. Прикладами крайніх ацидофілів можуть бути певні види тіобацил, які утворюють сірчану кислоту, наприклад, такі як *Thiobacillus thiooxidans*, *Leptospirillum ferrooxidans*, термофільна археобактерія *Sulfolobus*, мікоплазма *Thermoplasma*, бактерії – окиснювачі глюкози *Acidophilus*, оцтовокислі *Acetobacter*, термофільна одноклітинна водорість *Cyanidium*. Помірними ацидофілами є більшість грибів.

Алкалофіли розвиваються за рН більшого ніж 8,5, зокрема граничного значення рН, що дорівнює 11. Прикладами крайніх алкалофілів можуть бути археобактерії *Natronobacterium*; уробактерії *Sporosarcina urea*, які розкладають сечовину з утворенням аміаку, мешканці содових солончаків *Bacillus*. Останнім часом відкриті екстремально алкалофільні сульфатредуктори *Desulfonatronovibrio* й *Desulfonatronum*, гомоацетогенний *Natroniela*, та ряд інших організмів, які належать до різних гілок філогенетичного дерева.

4.3 Екологічні групи за окисно-відновними умовами й киснем

Розподіл фізіологічних груп організмів залежно від рН середовища узгоджений із гідрохімічними характеристиками природних вод, що описують координатами Eh – рН.

Межами поля є стійкість води, що визначають виділенням із неї кисню за високого значення Eh і водню за низького Eh.

Окисно-відновні умови характеризуються значенням Eh, пов'язаним із домінуютьною в конкретних умовах окисно-відновною парою. Оскільки мікроорганізми одержують енергію в результаті окисно-відновних реакцій, можливість їх розвитку залежить від Eh середовища. У координатах Eh – рН для речовин обчислені термодинамічні поля стійкості. Хемотрофний організм

може розвиватися в області термодинамічної стійкості продукту реакції катаболізму й метастабільності субстрату. Звідси, як наслідок, залежність організмів від відповідних полів у координатах $Eh - pH$.

Основними відновлювачами в природних умовах є H_2 і H_2S , утворені самими організмами; основним окиснювачем є утворений оксигенними фототрофами O_2 . Організми, які розвиваються в областях високого вмісту H_2S , іноді позначають як тіофільні.

Найбільш важливим є поділ мікроорганізмів на фізіологічні групи за киснем.

Аероби потребують кисню для дихання.

Серед них **облігатні аероби** використовують лише O_2 як акцептор електронів.

Мікроаерофіли водночас потребують зниженої концентрації O_2 .

Факультативні анаероби можуть переходити від дихання в кисневих умовах до анаеробіозу. Анаеробів поділяють на облігатних та аеротолерантних. Хоча метаболізм у них лише анаеробного типу, аеротолерантні анаероби можуть рости за наявності повітря.

Облігатні анаероби чутливі до токсичної дії O_2 й не лише розвиваються в умовах аноксії, а й потребують відновного середовища.

Усі аероби належать до організмів, які трофічно залежать від окиснених фотосинтетиків, але цей факт маскований великим резервуаром O_2 в повітрі, накопиченими за останній 1 млрд. років до концентрації 21 % в атмосфері.

Залежно від температури в рівновазі з повітрям за температури 25 °C перебувають 8 мг/л або 0,25 мМ розчиненого O_2 . Бактерії використовують саме розчинений O_2 , і тому залежать від обміну водного середовища свого проживання з повітрям.

Визначальною умовою для аеробів є транспортування газів між атмосферою та водою.

З іншого боку, оскільки O_2 утворюється під час фотосинтезування, аеробні організми, якщо перебувають

безпосередньо близько до водоростей або ціанобактерій, періодично в денний час можуть опинятися в умовах стовідсоткового вмісту O_2 . Токсичність кисню обумовлюється його реакційноздатними формами. Найбільш активною формою є синглетний кисень. *Синглетний кисень* – загальна назва для двох метастабільних станів молекулярного кисню (O_2) із більш високою енергією, ніж в основному (триплетному) стані. Його висока реакційна здатність призводить до неконтрольованих реакцій окиснення, що можуть зруйнувати компоненти клітини, але спричинити окиснення стійких речовин, таких як лігнін.

Для подавлення дії синглетного кисню організми утворюють антиоксиданти, наприклад каротиноїди з ланцюгом подвійних зв'язків, що чергуються. Тому організми, які розвиваються на яскравому світлі, часто яскраво забарвлені.

Під час дихання відбувається послідовне відновлення молекули O_2 до води. Відновлення O_2 здійснюється під дією ферментів оксидаз. Не повністю відновлені сполуки кисню, утворені в цьому процесі, токсичні через високу реакційну здатність, тому тут також необхідна участь ферментів для детоксикації токсичних речовин. Цими ферментами є пероксидаза й каталаза.

Озон O_3 високотоксичний, тому озонування води застосовується у питному водопостачанні, а перекис H_2O_2 є відомим знезаражувальним засобом.

4.4 Екологічні групи за солоністю середовища

За чутливістю до солоності мікроорганізмів поділяють на кілька груп: ультрапрісні, галотолерантні, морські, помірні галофіли, екстремальні галофіли.

Солоність діє на клітини як осмотичний фактор. Для свого існування клітині необхідно підтримувати тургор: мембрана повинна щільно прилягати до клітинної стінки. У наслідок порушення цього стану відбувається плазмоліз. Організмів поділяють на фізіологічні групи відповідно до осмотичних умов середовища. Вважають, що мешканці прісних вод чутливі до

3,5 % концентрації NaCl, властивою морській воді, і таку концентрацію використовують як тест.

Морські організми розвиваються за солоності, 2–4 %, водночас під солоністю розуміють саме вміст NaCl. Назва морських організмів «галофілі» не зовсім вдала, тому що вони не пристосовані до значного підвищення солоності. Серед морських організмів багато протеобактерій, наприклад псевдомонади *Alteromonas*.

Галофіли розвиваються за солоності, що істотно перевищує солоність морської води. До помірних галофілів належать організми, що мають верхню межу солоності до 15 %.

Екстремальні галофіли розвиваються аж до насичення води NaCl до 30 % солоності. До них належать архебактерії родини *Halobacteriaceae* та певні галоанаероби.

Найбільший розвиток галофілів відбувається за солоності 10–20 % у лагунах, із яких випаровується вода. Тут різноманітність бактерій дуже велика. Від морських галофілів варто відрізнити мешканців високомінералізованих континентальних вод, зазвичай із підвищеним іноді аж до насичення (приблизно 25 %) вмістом соди. Оскільки такі води, здебільшого мають високі значення pH і містять NaCl, їх мешканців класифікують як *галоалкалофілів*, враховуючи, що вони пристосовані й до високої мінералізації, й до pH.

Організмів, які розвиваються за високої концентрації органічних речовин, зазвичай називають *осмофілами*, переважно це мешканці сиропів. Серед них багато також міцеліальних грибів і дріжджів.

Усі прокаріоти, за винятком повітряного міцелію актиноміцетів, розвиваються у водному середовищі. Випаровування води визначають водним потенціалом – відношенням тиску водяної пари над розчином до тиску над дистильованою водою. Відповідно, мешканці ультрапрісних вод розвиваються за потенціалу 1, для морської води цей потенціал дорівнює 0,98, для гіперсолених озер – 0,7. Зниження водного потенціалу засолюванням, зацукровуванням, висушуванням є

способом збереження харчових продуктів від розвитку звичайних організмів.

Пристосування до осмотичного стану середовища можливе завдяки синтезу низькомолекулярних органічних речовин, відносно метаболічностійких у цитоплазмі, що пасивно утримує мембрана. Такі речовини одержали назву *осмопротекторів* або *осмолітів*.

До них належить широка категорія речовин, різних у різних груп організмів. Серед амінокислот таку роль відіграють пролін та глутамат, серед цукрів – трегалоза, властиві слабким галофілам.

Найбільш поширеним осмопротектором є бетаїн, властивий і ґрунтовим, і помірно галофільним морським організмам.

Для морських водоростей важливим осмопротектором є метилсульфопропіонат.

Галофільні ціанобактерії синтезують глікозил-гліцериди.

Важливим і характерним осмопротектором є амінокислота ектоїн.

У кожному разі для підтримання осмотичної рівноваги організми змушені синтезувати велику кількість осмопротекторів, що становлять істотну частину біомаси. Цих осмолітів називають сумісними, тому що вони не порушують ензиматичної активності в клітині й навіть є протекторами від інших несприятливих впливів.

Інша стратегія спостерігається в архей *Halobacteriaceae* й у еубактерій *Haloanaerobiales*, у яких в клітині накопичується іон K^+ , і їх специфічні ферменти функціонують у сольовому розчині. Очевидно, що синтез осмопротекторів є характерною адаптивною реакцією.

4.5 Фізіологічні групи мікроорганізмів за місцєіснуванням

Для поділу організмів у природному середовищі застосовують традиційну гідробіологічну класифікацію: зважені у воді організми належать до планктону з уточненням

бактеріопланктон, донні організми варто вважати бентосом, але в мікробіології цього терміна не вживають. Його замінив більш широкий – «*біоплівка*», що охоплює всі обростання твердих поверхонь, або, для складних угруповань, «*мат*» (від англ. mat – килим).

Фізичні умови проживання багато в чому визначають поведінку організму, й залежать, насамперед, від його морфології.

Для бактерій мікроумови створюються за допомогою компонентів зовні клітинної стінки – капсульного матеріалу або слизу. Цей матеріал слугує для агрегування клітин у мікроколонії, створюючи навколо них специфічні мікроумови.

4.6 Угрупування мікроорганізмів за використовуваними субстратами та їх концентрацією.

Концентрація поживних речовин визначає можливість і швидкість росту мікроорганізмів, тому є для них найважливішим предметом міжвидової конкуренції.

За концентрацією поживного субстрату розрізняють дві групи організмів: **копіотрофів і оліготрофів**.

Перші мають перевагу у разі великої кількості субстрату.

До копіотрофів належить переважна кількість бактерій, досліджуваних у лабораторії, тому що їх культивують на середовищах, дуже багатих поживними речовинами, часто в концентрації до декількох г/л, водночас як у природі концентрація речовин становить міліграми – десятки мікрограм на літр.

Другі пристосовані до малої концентрації субстрату й повинні володіти високою спорідненістю до нього, що забезпечують відповідні транспортні системи.

Серед оліготрофів варто розрізняти дві групи.

Представники першої живуть за низької концентрації суміші різних речовин, утворених під час розкладання важкодоступних сполук, наприклад гумусових. Вони повинні мати здатність використовувати широкий спектр органічних

речовин, продуктів розкладу, і відповідно, належати до політрофів за набором субстратів. Це, наприклад, *Nocardia*, й певні коринеформні бактерії.

Іншу групу становлять організми, які використовують розсіяні в середовищі низькомолекулярні продукти гідролізу полімерів (наприклад, целюлози) і одержали назву **дисипотрофів**. Прикладом аеробних дисипотрофів можуть бути простекобактерії, а анаеробних – спірохети. Зазвичай ці організми мають збільшене співвідношення поверхні клітини до об'єму, що обумовлює вигідний розподіл транспортних систем і відповідно високу спорідненість до обмеженого набору субстратів, наприклад моноцукрів.

Ще одна група дисипотрофів – організми, які споживають речовини, розсіюювані з анаеробної зони як продукти обміну анаеробів.

Газотрофи – це мікроорганізми, які використовують в процесах метаболізму газоподібні речовини.

До групи дисипотрофів належать газотрофи, для яких субстратом є гази з низькою розчинністю, насамперед H_2 або CH_4 .

Гідрогенотрофи становлять досить строкату групу політрофних водневих бактерій, інші – специфічну групу метанотрофів, які використовують лише метан.

Газотрофи здатні окиснювати речовини в дуже низькій концентрації, наприклад для метанотрофів мінімальна порогова концентрація CH_4 близька до атмосферної концентрації $1,7 \cdot 10^6$ у газовій фазі.

Через прокаріотичну будову клітини всі бактерії можуть харчуватися лише розчиненими у воді речовинами (розчинена органічна речовина – РОР). Проте, переважна маса речовин надходить як мортмаса, що містить нерозчинні залишки клітинних оболонок (зважена органічна речовина – ЗОР).

Тверда полімерна органічна речовина розкладається під дією екзоферментів – гідролаз. Організми з такою здатністю, одержали назву *гідролітиків*.

Розчинні полімери розкладаються під дією гідролаз, щоб перетворитися в низькомолекулярні сполуки, що можуть

транспортуватися в клітини, наприклад під дією амілази для крохмалю або протеаз для розчинних білків. Але це не становить труднощів, і такі РОР, як крохмаль або пектин, зазвичай належать до легкозасвоюваних речовин. Їх розкладають відповідно амілолітичні й пектолітичні організми.

Найважче розкладаються капсульні слизи, що за своїм призначенням повинні бути стійкими. Нерозчинні полімери, ЗОР, необхідно переводити в розчинений стан. У біотехнології процес одержав назву твердофазної (гетерофазної) ферментації, швидкість якої, очевидно, прямо залежить від заселеної поверхні, а не концентрації ЗОР.

Гідролітиків поділяють на три основні групи: цукролітичну, пептолітичну, ліполітичну, що відповідають трьом класам субстратів: поліцукрам, білкам, ліпідам. Під час гідролізу ЗОР повинен бути забезпечений щільний контакт між поверхнею твердої частинки й гідролазами. Це досягається мінімальною відстанню між бактеріальною клітиною та поверхнею, а також завдяки створенню слизового чохла, що не дозволяє гідролазам розсіюватися в довкіллі.

Прикладом цукролітичних організмів є велика група аеробних та анаеробних целюлозних бактерій, які гідролізують целюлозу.

До аеробних належать цитофаги, *Sporocytophaga*, певні міксобактерії (*Sorangium*, *Poliangium cellulosum*), коринеформні бактерії *Cellulomonas*, *Cellvibrio*, актиноміцети й значна кількість грибів.

Типовими анаеробними целюлозолітичними бактеріями є *Clostridium cellulosolvens*, *C. Thermobiocellum*, *Eubacterium cellulosovena*, галоанаероб *Halocella*, термофена *Anderocellum* (*Thermocellulosoruptor*), мешканець рубця *Ruminococcus*.

Особливу групу становлять організми, які гідролізують хітин – полімер аміноглюкози, властивий клітинним стінкам грибів; до них належать, насамперед, актиноміцети.

Поліцукри морських водоростей гідролізують агаролітичні організми, які розпізнають за розрідженням агару.

Пептолiтичнi органiзми розкладають азотомiснi речовини переважно з пептидним зв'язком за допомогою протеаз. Вони розрiджують желатин, але бiльший iнтерес становлять органiзми, якi гiдролiзують структурнi стiйкi бiлки, наприклад кератин. Пептолiтичнi органiзми, аеробнi й анаеробнi, беруть участь у розкладаннi трупiв тварин, у яких бiлки є значною частиною тiла.

У лiполiтичних органiзмiв вiдбувається гiдролiз гiдрофобних сполук. Цi органiзми розвиваються на кордонi двох фаз.

Велику увагу придiляють розкладанню вуглеводнiв нафти, що здiйснюваному, наприклад, *Rhodococcus*, що проходить в аеробних умовах i з великими труднощами в анаеробних. Окиснення парафiнiв починається з окиснення кiнцевої групи в карбоксильну групу, i потiм гiдролiтичного вiдщеплення ацетату (β -окиснення). В анаеробних умовах особливо стiйкi лiпiди мембран.

Серед органiзмiв, якi використовують ЗОР, варто зазначити бактерiолiтичних органiзмiв, якi лiзують клiтини бактерiй. У трофiчнiй мережi бактерiолiтична петля – важливий компонент вторинного продукування. Серед бактерiолiтичних органiзмiв, здатних харчуватися мертвими клiтинами, передусiм потрiбно назвати ковзаючих бактерiй, особливо мiксобактерiй. Для перетравлення твердих частинок вони не здатнi ввести твердi речовини всередину клiтини, тому утворюють слизову координовану рухому колонiю (шварм), яка наповзає на субстрат. Типовими бактерiолiтичними мiксобактерiями вважають *Cystobacter*, *Mucococcus*, якi не утворюють плодових тiл, а також *Lysobacter*, який належить до iншої групи. Варто загадати бактерiолiтичну петлю, обумовлену вiрусами – бактерiофагами, якi лiзують iнфiкованi ними живi клiтини бактерiй.

До бактерiологiчних органiзмiв належать також представники дуже рiдкiсної серед бактерiй групи хижакiв *Bdellovibrio*, якi розвиваються в периплазми живої клiтини жертви.

Список літератури

1. Медична мікробіологія, вірусологія та імунологія : підручник для студ. вищ. мед. навч. закладів / за редакцією В. П. Широбокова. 2-ге вид. Вінниця : Нова книга, 2011. 952 с.
2. Ситник І. О., Климнюк С. І., Творко М. С. Мікробіологія, вірусологія, імунологія : підручник. Тернопіль : ТДМУ, 2009. 392 с.
3. Мікробіологія : підручник для студ. вищ. навч. закл. / І. Л. Дикий, І. Ю. Холупяк, Н. Ю. Шевельова, М. Ю. Стегній, Н. І. Філімонова ; за ред. І. Л. Дикого. Харків : НФаУ ; Оригінал, 2006. 432 с.
4. Экология микроорганизмов / А. И. Нетрусов, Е. А. Бонч-Осмоловская, В. М. Горленко и др. Москва : Академия, 2004. 272 с.
5. Наливайко Н. Г. Микробиология воды : учебное пособие. Томск : ТПУ, 2006. 139 с.
6. Мишустин Е. Н., Перцовская М. И. Микроорганизмы и самоочищение почв. Москва : Академии наук СССР. 1954. 609 с.
7. Стейниер Р. Мир микробов. Том 2. Москва : Мир. 1979. С. 6–25.
8. Шлегель Г. Общая микробиология. Москва : Мир, 1987. С. 21–322.
9. Заварзин Г. А., Колотилова Н. Н. Введение в природоведческую микробиологию : учебное пособие. Москва : Книжный дом «Университет», 2001. 256 с.
10. Воробьев А. В., Быков А. С., Пашков Е. П., Рыбакова А. М. Микробиология : учебник. 2-е изд., перераб. и доп. Москва : Медицина, 2003. 336 с.
11. Тимощенко Л. В., Чубик М. В. Основы микробиологии и биотехнологии : учебное пособие. Томск : Томский политехнический университет, 2009. 194 с.
12. Микробиология с основами вирусологии: методы микрoэкологического исследования наземных, водных и воздушных экосистем. Версия 1.0 [Электронный ресурс] : лаб.

практикум / С. В. Прудникова, Н. Д. Сорокин, Н. И. Сарматова и др. Электрон. дан. (5 Мб). Красноярск : ИПК СФУ, 2008.

13. Домарадский И. В. Основы вирусологии для экологов. Москва: ЛексЭст, 2007. 80 с.

14. Лысак В. В. Микробиология : учеб. пособие. Минск : БГУ, 2007. 430 с.

15. Люта В. А., Загорова Г. І. Основи мікробіології, вірусології та імунології. Київ : Здоров'я, 2001. 280 с.

Навчальне видання

**Черниш Єлізавета Юріївна,
Яхненко Олена Миколаївна**

СИСТЕМАТИКА МІКРООРГАНІЗМІВ В ЕКОЛОГІЇ

Навчальний посібник

Редактор О. В. Федяй
Комп'ютерне верстання Є. В. Батальцева

Формат 60×84/16. Ум. друк. арк. 3,72. Обл.-вид. арк. 3,84.

Видавець і виготовлювач
Сумський державний університет,
вул. Римського-Корсакова, 2, м. Суми, 40007
Свідоцтво суб'єкта видавничої справи ДК № 3062 від 17.12.2007.